

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/309122335>

# Elementos Fundamentais de Tafonomia

Book · January 2002

CITATIONS

69

READS

559

2 authors:



Michael Holz

Universidade Federal da Bahia

110 PUBLICATIONS 1,864 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Marcello Guimaraes Simoes

São Paulo State University

203 PUBLICATIONS 2,576 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Organization of the RCANS 2017 (6th Regional Committee on Neogene Atlantic Stratigraphy), 10-13 July, 2017, Ponta Delgada, AZORES [View project](#)



Sequence Stratigraphy of Continental Rift Basins [View project](#)

# Elementos Fundamentais de Tafonomia

Michael Holz   Marcello G. Simões





UNIVERSIDADE  
FEDERAL DO RIO  
GRANDE DO SUL

Reitora

Wrana Maria Panizzi

Vice-Reitor

e Pró-Reitor de Ensino

José Carlos Ferraz Hennemann

Pró-Reitor de Extensão

Fernando Setembrino

Cruz Meirelles

EDITORA DA UNIVERSIDADE

Diretor

Geraldo F. Huff

CONSELHO EDITORIAL

Antônio Carlos Guimarães

Aron Taitelbaun

Célia Ferraz de Souza

Clovis M. D. Wannmacher

Geraldo Valente Canali

José Augusto Avancini

José Luiz Rodrigues

Lovois de Andrade Miguel

Luiza Helena Malta Moll

Maria Cristina Leandro Ferreira

Geraldo F. Huff, presidente

# Elementos Fundamentais de Tafonomia

Michael Holz e Marcello G. Simões

**Editora da Universidade/UFRGS** • Av. João Pessoa, 415 - 90040-000 - Porto Alegre, RS - Fone/fax (51) 3316-4082 e 3316-4090 - E-mail: [editora@ufrgs.br](mailto:editora@ufrgs.br) - <http://www.ufrgs.br/editora> • **Direção:** Geraldo Francisco Huff • **Editoração:** Paulo Antonio da Silveira (coordenador), Carla M. Luzzatto, Maria da Glória Almeida dos Santos, Rosângela de Mello; suporte editorial: Fernando Piccinini Schmitt, Gabriel Bolognesi Ferronato (bolsista), Luciane Leipnitz (bolsista) e Sílvia Aline Otharan Nunes (bolsista) • **Administração:** Najára Machado (coordenadora), José Pereira Brito Filho, Laerte Balbinot Dias e Mary Cirne Lima; suporte administrativo: Ana Maria D'Andrea dos Santos, Erica Fedatto, Jean Paulo da Silva Carvalho, João Batista de Souza Dias e Marcelo Wagner Scheleck • **Apoio:** Idalina Louzada e Laércio Fontoura.

© dos autores  
1ª edição: 2002

Direitos reservados desta edição:  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Capa: Carla M. Luzzatto  
Revisão: Maria da Glória Almeida dos Santos  
Editoração eletrônica: Sílvia Aline Otharan Nunes

#### Michael Holz

Geólogo, doutor em ciências, professor no Instituto de Geociências da UFRGS, e orientador no pós-graduação, sendo responsável pelas disciplinas Estratigrafia avançada e Elementos fundamentais de tafonomia. Pesquisador do CNPq, publicou diversos artigos e capítulos de livros sobre aspectos da estratigrafia de seqüências do eopermiano e da tafonomia dos répteis triássicos do Rio Grande do Sul. Editou, como diretor do Centro de Investigação do Gondwana da UFRGS, os livros *Geologia do Rio Grande do Sul* e *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Publicou também *Do mar ao deserto*, obra de divulgação científica.

#### Marcello G. Simões

Paleontólogo, professor adjunto de paleontologia do Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Botucatu. Doutorado em Geologia Sedimentar no Instituto de Geociências da USP, em 1992, tendo ingressado, em 1994, como docente e orientador deste programa, sendo responsável pela disciplina Tafonomia: processos e ambientes de fossilização. É membro colaborador de um dos centros mais prestigiados de estudos tafonômicos, o Center for the Study of Death Clams (CEAM) da Universidade do Arizona, Estados Unidos, onde foi pesquisador visitante nos anos de 1998-1999. Publicou diversos artigos e capítulos de livros sobre a tafonomia de concentrações fossilíferas do paleozóico marinho. É assessor científico da Fapesp, CNPq e Fundunesp, membro de diversas comissões editoriais, sociedades científicas e pesquisador do CNPq.

## Agradecimentos

O presente livro é fruto da experiência dos autores, de mais de dez anos, no desenvolvimento e aplicação dos conceitos de tafonomia na resolução de problemas estratigráficos e paleobiológicos. Os conhecimentos dos autores foram adquiridos através da condução de diversos projetos de investigação científica, do intercâmbio, visitas e estágios em universidades e institutos de pesquisa na Europa (Alemanha, Espanha), África (África do Sul) e América do Norte (Estados Unidos). Essa atividade não seria possível sem o apoio financeiro dos órgãos fomentadores de pesquisa no nosso país.

Desta forma, os autores gostariam de agradecer ao CNPq, à Fapesp, à Capes, à Fundunesp, à Fapergs e à Finep, pelo apoio e confiança dispensados e que, direta ou indiretamente, contribuíram para a implantação desta ciência no Brasil e para a formação de uma escola com características próprias.

Finalmente, os autores gostariam de estender seus agradecimentos à Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, por ter acreditado neste projeto.

---

H762e Holz, Michael  
Elementos fundamentais de tafonomia / Michael Holz e Marcello G. Simões. – Porto Alegre : Ed. Universidade/UFRGS, 2002.  
1. Geologia – Paleontologia – Tafonomia. I. Simões, Marcello G. II. Título.

CDU 551.1/4:56

---

Catálogo na publicação: Mônica Ballejo Canto – CRB 10/1023  
ISBN 85-7025-618-3



# Sumário

<b>PREFÁCIO .....</b>	<b>11</b>
<b>APRESENTAÇÃO .....</b>	<b>13</b>
<b>O QUE É TAFONOMIA? .....</b>	<b>17</b>
Introdução .....	17
Os vários ramos da moderna tafonomia – um breve panorama .....	19
<b>TAFONOMIA COMO CIÊNCIA</b>	
<b>PALEONTOLÓGICA: UM BREVE HISTÓRICO .....</b>	<b>27</b>
<b>A ANÁLISE TAFONÔMICA BÁSICA .....</b>	<b>43</b>
Introdução .....	43
Morte .....	44
Tipos de morte .....	44
A causa da morte .....	46
Necrólise .....	50
Desarticulação e transporte .....	52
Desarticulação .....	52
Transporte .....	60
Efeitos do transporte e de outros processos bioestratinômicos .....	72
Dispersão areal causada por transporte .....	77
Soterramento final – o passo decisivo para a preservação .....	79

Diagênese e sua influência no processo de fossilização .....	81
Feições diagenéticas de fósseis .....	82
Conclusão .....	86
<b>AQUISIÇÃO, DESCRIÇÃO E INTERPRETAÇÃO DE DADOS EM TAFONOMIA</b> .....	91
Coleta e descrição de material .....	91
A descrição de concentrações fossilíferas .....	95
As feições sedimentológicas .....	95
As feições estratigráficas .....	104
As feições paleoecológicas .....	107
<b>TAFONOMIA E ESTRATIGRAFIA</b> .....	109
Introdução .....	109
O modelo fundamental da estratigrafia de seqüências .....	111
A distribuição estratigráfica dos fósseis – o trabalho de S.M. Holland .....	113
Tafonomia da tafocenose de dinossauros no neocretáceo da Bacia de São Luiz .....	120
O exemplo da tafonomia de palimorfos .....	122
O exemplo da tafonomia de coquinas e arenitos bioclásticos do neopaleozóico do grupo passa dois, Bacia do Paraná .....	127
O exemplo da tafonomia de tempestades de C. Brett e A. Seilacher .....	130
O conceito de tafofácies .....	134
<b>MISTURA TEMPORAL E RETROALIMENTAÇÃO TAFONÔMICA</b> .....	143
O conceito de mistura temporal ( <i>time-averaging</i> ) .....	143
Identificando a mistura temporal .....	146

Quantificando a mistura temporal .....	147
Implicações do fenômeno de mistura temporal .....	152
O conceito de retroalimentação ( <i>taphonomic feedback</i> ) .....	154
Conclusões .....	158
<b>A CLASSIFICAÇÃO GENÉTICA DAS CONCENTRAÇÕES FOSSILÍFERAS – AS FOSSIL-LAGERSTÄTTEN</b> .....	161
Introdução .....	161
Os principais tipos de concentrações fossilíferas em ambiente marinho .....	163
Concentrações fossilíferas em ambientes continentais .....	165
Famosas <i>fossil-lagerstätten</i> .....	169
<b>TAFONOMIA EXPERIMENTAL</b> .....	175
Introdução .....	175
Experimentos em tafonomia .....	177
Tafonomia experimental na área de invertebrados .....	178
Tafonomia experimental na área de vertebrados .....	184
<b>TENDÊNCIAS PARA O FUTURO: TAFONOMIA, QUO VADIS?</b> .....	189
<b>GLOSSÁRIO</b> .....	193
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	209
<b>ÍNDICE REMISSIVO</b> .....	225

# Prefácio

A tafonomia, junto com a icnologia, constitui um tópico praticamente ignorado pelos cursos de paleontologia ministrados no Brasil. Os conhecimentos paleoambientais advindos dessas disciplinas são imprescindíveis à sedimentologia e à estratigrafia, permitindo melhor diagnosticar as especificidades dos padrões de faciologias e discordâncias. Portanto, os resultados de estudos tafonômicos e icnológicos, juntamente com as informações convencionais da sedimentologia e da estratigrafia, contribuem decisivamente para a consolidação dos alicerces da estratigrafia de seqüências e das outras novas estratigrafias.

Felizmente, tornam-se mais comuns as pesquisas sobre fósseis-traço, principalmente nas últimas duas décadas. Desta feita, temos a grata satisfação e honra de prefaciá-lo o primeiro livro brasileiro sobre tafonomia, intitulado *Elementos fundamentais de tafonomia*, de autoria dos professores Michael Holz e Marcello G. Simões, do Instituto de Geociências da UFRGS e do Instituto de Biociências da UNESP, respectivamente. Os autores estão entre os pioneiros no reconhecimento da grande importância desta nova ciência no Brasil, às cujas pesquisas têm-se dedicado com afinco.

O sumário da obra nos remete imediatamente ao conteúdo do livro, onde são fornecidos conhecimentos fundamentais, com exemplos brasileiros, e enfatizados os seguintes aspectos: ciência relativamente nova entre nós, grande avanço de conhecimento, falta de textos com estrutura básica de curso (tanto em graduação como em pós-graduação), predomínio da literatura especializada em língua inglesa e a necessidade de enfoque interdisciplinar.

Como autor de livros em língua portuguesa nos últimos 27 anos, principalmente sobre a sedimentologia, consideramo-nos imbuídos do mesmo desprendimento e ideologia, que motivaram os citados professores a escreverem um livro sobre tafonomia. Portanto, somos levan-

dos a reconhecer plenamente o esforço dispensado pelos autores e a validade deste empreendimento em prol das geociências no Brasil.

Finalmente, estamos certos que, para os estudantes de geociências em geral e para os demais pesquisadores da tafonomia, este é um texto de inestimável valor.

DR. KENITIRO SUGUIO  
Professor titular aposentado  
no Instituto de Geociências da USP

## Apresentação

Elementos fundamentais de tafonomia é o primeiro livro em língua portuguesa, e o segundo no mundo, destinado ao ensino da tafonomia nos cursos de graduação. Nos últimos trinta anos, a tafonomia sofreu impressionante desenvolvimento, sendo indispensável em muitas áreas das geociências (sedimentologia, estratigrafia) e biociências (paleontologia). Ela é considerada hoje uma pedra fundamental da paleoecologia. Todo conhecimento gerado nas últimas três décadas está sintetizado em cinco tratados principais (Allison e Briggs, 1991; Donovan, 1991; Kidwell e Behrensmeyer, 1993; Brett e colaboradores 1997; Behrensmeyer e colaboradores 2000). Conforme o próprio termo indica, esses foram elaborados por diversos especialistas; fugin-do, portanto, do escopo de um manual didático. Somente em 1999, surgiu, em língua inglesa, o primeiro livro didático de tafonomia (Martin, 1999).

Nessa época, nosso livro já se encontrava em fase adiantada de preparação, inclusive com o aval da editora para sua publicação.

A tafonomia é uma área relativamente jovem no Brasil, sendo uma incógnita para muitos cientistas que militam nos diversos ramos das geociências e biociências. No início da década de 1990, a matéria foi introduzida no nosso país, por esforços de pesquisadores do Instituto de Geociências da UFRGS e do Instituto de Biociências da UNESP, Campus de Botucatu. Algum tempo depois, foi introduzida, pelos autores, como disciplina nos programas de pós-graduação do Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental do IG/USP e do Curso de Pós-Graduação em Geociências da UFRGS. Desde então, temos ministrado periodicamente estas disciplinas nos referidos programas, bem como divulgado a matéria através de minicursos ou cursos de extensão, particularmente no âmbito dos congressos brasileiros de paleontologia, organizados periodicamente pela Sociedade Brasileira de Paleontologia.

Vários foram os fatores que nos motivaram a preparar este livro, dentre os quais:

- o fato de ser a tafonomia uma ciência relativamente nova;
- a rapidez com que os avanços nesta área vêm ocorrendo;
- a quase exclusividade de publicações em língua inglesa;
- a falta de estruturação da matéria e a ausência de livros didáticos e, finalmente,
- a natureza essencialmente multidisciplinar da tafonomia.

Em nossas conversas com outros profissionais da área, bem como com nossos estudantes, sentimos sempre a necessidade de preparação de um manual introdutório.

De fato, Mendes (1988) no prefácio do livro *Paleontologia básica*, esgotado já há alguns anos, citou elegantemente que “o progresso de ensino e da pesquisa em nosso país no setor das geociências impõe considerações mais detidas sobre temas básicos como tafonomia, paleoecologia, bioestratigrafia etc.” Assim sendo, o presente livro, que consumiu aproximadamente três anos de trabalho, visa preencher, ao menos em parte, esta lacuna, constituindo uma obra de interesse para estudantes e pesquisadores em geral, das mais diferentes áreas das ciências da natureza. Durante todo o processo de elaboração da obra, tivemos a preocupação constante com fornecimento de exemplos brasileiros. Esta não foi uma tarefa fácil, já que a tafonomia é uma ciência ainda pouco praticada no Brasil. O leitor logo notará que, dentre os exemplos citados, estão aqueles estudados pelos autores e, portanto, com predomínio para assuntos relacionados à tafonomia de vertebrados triássicos e invertebrados paleozóicos.

Sim, assim como o registro paleontológico e o conhecimento tafonômico, *Elementos fundamentais de tafonomia* contém alguns tendenciamentos (bias). Entretanto, na medida do possível, procuramos incluir exemplos tratando de microfósseis e fósseis vegetais. Em um ponto, entretanto, esta obra diverge dos poucos textos didáticos disponíveis aos nossos estudantes. Nestes, a tafonomia compreende apenas os processos diagenéticos de fossilização. Conforme o leitor poderá constatar, a tafonomia é uma ciência muito mais ampla. Exatamente por esta razão, e dada a amplitude de tratamento de alguns temas e a vasta bibliografia moderna citada, consideramos o livro apropriado também para os cursos de pós-graduação. De fundamental im-

portância julgamos, pois, que os alunos, de qualquer nível, desenvolvam uma visão crítica sobre o registro fóssil, compreendendo suas potencialidades e limitações. Nos dias de hoje, a análise tafonômica e a estratigrafia de alta resolução constituem, ambas, potentes ferramentas para a paleontologia, tornando-a também uma ciência aplicada.

# O que é tafonomia?

## Introdução

O que terá acontecido com esse resto orgânico para estar aqui, nessa camada, fossilizado? Como esse organismo morreu? Como foi parar nessa rocha?

Esse tipo de pergunta, cuja formulação e busca de respostas constituem a essência da tafonomia, deve ter sido pronunciado junto com a descoberta dos primeiros fósseis reconhecidos como tais. No momento em que os fósseis foram reconhecidos como restos e vestígios ou evidências de vida do passado geológico e não apenas como caprichos de Deus ou da natureza (segundo capítulo), neste momento, nasceu também a tafonomia. O paleontólogo, além de saciar a sua curiosidade sobre a forma de vida preservada e enquadrar os achados fósseis em algum código de classificação,<sup>1</sup> passou então a estudar os processos envolvidos na formação das camadas fossilíferas, já que, na maior parte dos casos, um fóssil na rocha é muito distinto (morfologica e quimicamente) do resto orgânico morto encontrado na natureza. Um tronco de árvore morta e tombada, por exemplo, tem um aspecto, um tronco silicificado, englobado em arenito fluvial, tem outro. As conchas espalhadas na praia são restos de animais marinhos mortos, mas como são transformadas em moldes e pseudomorfos nos arenitos e pelitos dos mares pretéritos? Os ossos de uma zebra desossada por necrófagos, ossos brancos e limpos espalhados na savana africana, são mostrados em qualquer documentário sobre esse continente. Ossos de um ungulado fóssil, alinhados segundo a estratificação em um arenito, tem origem similar à da zebra morta? Em caso positivo, como ficaram incorporados à rocha? E os ossos que faltam na hora de reconstituir o esqueleto, onde foram parar?

---

<sup>1</sup> Referência ao sistema natural de classificação zoológica e botânica.

Esse tipo de questionamento obrigatoriamente surge na análise de qualquer ocorrência fossilífera, desde os tempos históricos da ciência chamada paleontologia.

Desta forma, pode-se dizer que as observações tafonômicas são tão antigas quanto as paleontológicas. Entretanto, desde o início do século, a tafonomia (do grego: *tafos* = sepultamento; *nomos* = leis) desenvolveu-se independentemente na paleontologia de invertebrados, vertebrados e paleobotânica. Por outro lado, a partir da década de 1990, houve um grande desenvolvimento da tafonomia, tanto no âmbito da micropaleontologia, como da palinologia (Martin e colaboradores, 1999). Mais recentemente, até ciências apenas indiretamente relacionadas à paleontologia, como a arqueologia e a paleoantropologia, têm demonstrado grande interesse pela tafonomia (Brain, 1969; Behrensmeyer, 1976; Hill, 1978).

Mas – o que exatamente é “tafonomia”? Até aqui o leitor atento deve ter percebido que embora o termo tenha sido empregado por diversas vezes, nenhuma definição formal foi apresentada. Na realidade, este termo foi proposto por Efremov (1940) para designar o estudo das “leis” que governam a transição dos restos orgânicos da biosfera para a litosfera. Esta definição é, no entanto, muito ampla consistindo, em parte, em um sinônimo dos termos *processos de fossilização*, *paleobiologia*, *bioestratigrafia* e *actuopaleontologia*. De acordo com a moderna definição apresentada por Behrensmeyer e Kidwell (1985), a tafonomia refere-se ao estudo dos processos de preservação e como eles afetam a informação no registro fossilífero, compreendendo duas amplas subdivisões, a *bioestratigrafia* e a *diagênese dos fósseis*.

A *bioestratigrafia* engloba a história sedimentar dos restos esqueléticos até o soterramento, incluindo as causas de morte de um determinado organismo, sua decomposição, seu transporte e soterramento.

A *diagênese dos fósseis*, abrange os processos físicos e químicos que alteram os restos esqueléticos, após o soterramento e o metamorfismo (Seilacher, 1976; Flessa e colaboradores, 1992).

É importante ressaltar, porém, que alguns autores incluem também, no âmbito da tafonomia, o estudo da *necrólise*, abrangendo a morte e decomposição dos organismos (Weigelt, 1927; Cadée, 1991; Allison e Briggs, 1991). Deste modo, a tafonomia abrange o estudo do período compreendido entre a morte do organismo e sua conseqüente necrólise até a sua transformação físico-química ao longo do processo de fossilização.

Outros consideram ainda, na análise tafonômica, a fase de soerguimento tectônico e até a influência das técnicas e métodos de coleta e preparação dos fósseis (Clark e colaboradores, 1967), de modo que se pode afirmar, em síntese, que a tafonomia estuda todos os aspectos da “vida de um fóssil” desde a morte do organismo até a etapa da retirada do fóssil da rocha. A figura 1, sintetiza de forma esquemática essa discussão e as relações entre as áreas e disciplinas anteriormente mencionadas.

## Os vários ramos da moderna tafonomia – um breve panorama

Um dos aspectos mais apaixonantes da tafonomia refere-se justamente à sua natureza interdisciplinar, envolvendo conhecimentos paleontológicos, geológicos, biológicos e ecológicos e a ampla escala (temporal e geográfica) de análise dos dados. A maior parte dos primeiros estudos tafonômicos, no início do século, enfatizaram o problema da perda de informação paleontológica, a partir dos processos pós-morte, preocupando-se com o que Brett e Baird (1986) chamaram de “aspectos “negativos” da tafonomia. Negativos porque os processos tafonômicos retiram informações originalmente contidas nas biocenoses e introduzem tendenciamentos (*bias*) às tafocenoses.<sup>2</sup> Todas as tafocenoses apresentam algum grau de tendenciamento, introduzido pelos processos seletivos e destrutivos, tanto biogênicos quanto sedimentológicos, que atuam após a morte de um organismo. Muito cedo os tafônomos reconheceram esse fato e tentaram compreendê-lo e estudá-lo adequadamente.

O que dominava a pesquisa tafonômica era a observação atualista, no espírito da escola alemã de paleontologia desenvolvida nos anos 20 (segundo capítulo). Sobre a divulgação e popularização da tafonomia, a partir das décadas de 1950 e 1960, os estudos tafonômicos continuavam fortemente fundamentados no atualismo (Olson, 1952, 1958; Johnson, 1960; Schäfer, 1962; Voorhies, 1969), cujos princípios nem sempre são válidos, particularmente no habitat marinho, onde os fato-

<sup>2</sup> Uma *tanathocenose* após o soterramento final, ou seja, uma assembléia de organismos mortos e definitivamente soterrados pelo sedimento (capítulo 3).

res bióticos têm mudado ao longo da história geológica da Terra, oferecendo limitações ao método (Gifford, 1981; Cadée, 1991).

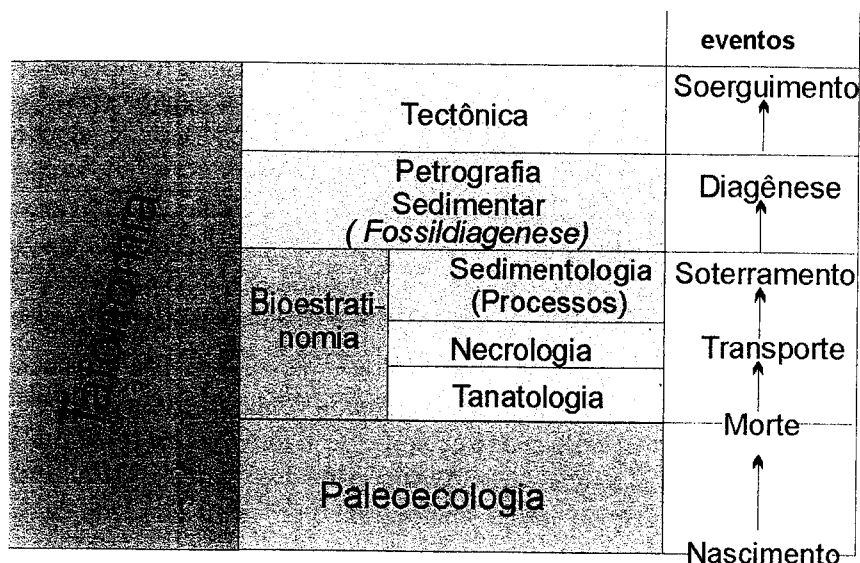


Figura 1 - Relação entre a tafonomia, suas subdivisões e os eventos responsáveis pela origem das concentrações fossilíferas (Simões e Holz, 2000).

Dentro da óptica da tafonomia, os restos orgânicos são partículas sedimentares, sujeitos aos mesmos processos de erosão, transporte e deposição, sofrendo as mesmas consequências que os litoclastos: mistura de elementos, desgaste físico-químico, seleção hidráulica, retrabalhamento; incluindo-se também os fatores diagenéticos como compactação, cimentação e dissolução diferencial.

Seilacher (1970) foi o primeiro autor a tratar os restos orgânicos como tais, alertando que os restos fossilíferos, por essa razão, apresentam importantes distorções ou tendenciamentos no registro da biota. Neste trabalho, ele empregou apropriadamente os termos retrato de morte (= *Todesbild*) e retrato de vida (= *Lebensbild*). Normalmente, as concentrações fossilíferas mostram o retrato de morte, que é distorcido e repleto de tendenciamentos introduzidos pelos processos tafonômicos, possuindo por vezes pouco valor paleoecológico. A meta da paleon-

tologia é a compreensão do retrato de vida, a partir da identificação e descrição dos processos tafonômicos-sedimentares e temporais que atuaram para formar o retrato de morte.

Por sua vez, os dados tafonômicos, especialmente os bioestratinômicos, tem larga aplicação na sedimentologia e estratigrafia, sob o enfoque dos fósseis como partículas sedimentares, contribuindo para o esclarecimento dos processos sedimentológicos (regime hidráulico), responsáveis pela gênese das concentrações fossilíferas. Trabalhos com esse tipo de abordagem são bastante antigos, tendo sofrido um enorme impulso a partir da publicação dos artigos de Kidwell e colaboradores, (1986) e Brett e Baird (1986). Esses autores analisaram a distribuição dos diferentes atributos tafonômicos (bioestratinômicos/diagenéticos) de concentrações fossilíferas distribuídas no ambiente marinho ao longo de um gradiente de águas rasas/profundas, procurando identificar as assinaturas tafonômicas, que facilitariam o seu reconhecimento no registro sedimentar.

Estudos desta natureza, denominados por Brett e Baird (1986) de *tafonomia comparada* evoluíram muito a partir da década de 1990, propiciando a identificação e elaboração de *modelos de fácies tafonômicas* (Brett, 1995; Brett e Baird, 1986; Speyer e Brett, 1986, 1988, 1991), em analogia aos modelos de fácies sedimentares (Walker, 1984; Walker e James, 1992). O conceito de tafofácies representa, neste contexto, o mais estreito vínculo da paleontologia com a geologia sedimentar. Muitos destes trabalhos foram desenvolvidos, principalmente, com base no registro fossilífero de mares epicontinentais do paleozóico e mostraram haver boa correlação entre as assinaturas tafonômicas (proporção de conchas articuladas, fragmentação, corrosão e bioerosão e diagênese precoce) e os parâmetros ambientais (turbulência, taxa de sedimentação) responsáveis pela geração das fácies sedimentares, responsáveis pela preservação de bioclastos (= qualquer partícula orgânica com dimensão superior a 2mm; Kidwell e Holland, 1991).

Essa discussão mostra a importância da análise estratigráfica no estudo tafonômico (vide quinto capítulo). Somente uma adequada análise estratigráfica leva ao entendimento integral da história de formação de uma tafocenose. A tendência atual, como não poderia deixar de ser, é a intensa integração dos conceitos da *estratigrafia de seqüências* na análise tafonômica.



Desde que os processos envolvidos na gênese das acumulações esqueléticas (episódicas ou não) estão relacionados com processos e parâmetros ambientais, tais como a batimetria, as taxas de sedimentação e a energia do meio (ondas, correntes e outros agentes turbulentos), os quais variam previsivelmente nas seqüências deposicionais e suas parasseqüências, certas concentrações fossilíferas parecem ocorrer em posições estratigráficas bem determinadas nas seqüências sedimentares, associadas aos ciclos transgressivos-regressivos (Fürsich e Oschmann, 1993; Banerjee e Kidwell, 1991; Brett e Baird, 1993; Brett, 1995; Holland, 1995). Por exemplo, acumulações esqueléticas condensadas estão, normalmente, associadas às superfícies de máxima inundação (*maximum flooding surface*, na conceituação da Escola da Exxon, vide por exemplo, Van Wagoner e colaboradores, 1988), ou seja, na parte superior dos ciclos transgressivos.

Por outro lado, coquinas parecem ocorrer tipicamente na base das parasseqüências (Banerjee e Kidwell, 1991; Brett, 1995). Adicionalmente, algumas destas acumulações esqueléticas (concentração condensada) podem apresentar ampla distribuição lateral (dezenas de quilômetros), constituindo camadas-guias importantes para correlação regional e análise de bacias (Brett e Baird, 1986, 1993; Fürsich e Oschmann, 1993).

Estudos similares tem sido desenvolvidos com pólen e esporos (Gregory e Hart, 1991; Blondel e colaboradores, 1993; Holz e Dias, 1997). O registro de palinórfos dentro de uma sucessão sedimentar, seus picos de abundância e seu desaparecimento podem ser qualificados e explicados sob a óptica da estratigrafia de seqüências, porque existe um nítido controle entre o registro fossilífero destes microorganismos e as variações do nível de base que rege a formação dos tratos de sistemas e das superfícies de inundação (quinto capítulo).

Um ramo importante e complexo dentro da paleontologia – o dos estudos da evolução – também integra conceitos e parâmetros tafonômicos em seu arcabouço teórico e em sua metodologia, embora essa tendência de integração entre as duas ciências seja relativamente recente (Behrensmeyer e colaboradores, 1992).

Trabalhos tafonômicos na área da evolução ainda são escassos (Kidwell, 1990; Kidwell e Brenchley, 1994), porém, muito interessantes. A natureza e composição das concentrações fossilíferas do fanerozóico mudaram significativamente, em decorrência das mudanças evolutivas e

na ecologia e diversidade dos organismos. Um significativo aumento na espessura, no grau de empacotamento e nas assinaturas tafonômicas é notado nas concentrações fossilíferas marinhas rasas, suportadas por bioclastos (coquinas), depositadas em paleolatitudes e condições tectônicas semelhantes, do ordoviciano-siluriano, jurássico e neógeno.

Isto ocorre devido ao surgimento de esqueletos com maior durabilidade, ao “grande sucesso” ecológico de alguns grupos de organismos que colonizam os habitats de alto energia ou estresse ambiental e ao aumento nas taxas de produção carbonatos (Kidwell e Brenchley, 1994). Em consequência deste fenômeno, a escala de *time-averaging* das assembléias marinhas bentônicas deve ter aumentado ao longo do fanerozóico, devido à maior durabilidade das partes duras esqueléticas, dos grupos de organismos marinhos “mais modernos” (Kidwell e Brenchley, 1994). Entretanto, a questão de como o *time-averaging* está distribuído em intervalos onde há mistura de restos esqueléticos de organismos “mais arcaicos” e “mais modernos” não está adequadamente esclarecida.

Para auxiliar na elucidação da gênese de tafocenoses e do tempo envolvido na sua formação, a tafonomia desenvolveu um ramo experimental, através da aplicação de metodologias que envolvem experimentos em laboratório e no campo.

No início da década de 1990, houve um enorme impulso nesse tipo de estudo, demarcando o campo da chamada *tafonomia experimental* (Kidwell e Holland, 1991; Kidwell e LaBarbera, 1993; Briggs, 1995), através de experimentos conduzidos com observações quantitativas acuradas e métodos rigorosos, tanto no campo, como no laboratório, desenvolvendo e ampliando os trabalhos pioneiros efetuados por Weigelt, Richter e Schäfer, na primeira metade do século XX (segundo capítulo). Esses estudos produziram importantes comparações entre os processos biológicos (predação), químicos (dissolução, substituição) e sedimentológicos (transporte seletivo) responsáveis pela gênese de concentrações de restos esqueléticos em ambientes atuais e assembléias fossilíferas do quaternário e terciário.

Estudos modernos de tafonomia experimental (Briggs, 1995) têm dispensado grande atenção aos processos associados à decomposição das partes moles de invertebrados marinhos, procurando identificar os diferentes estágios de decomposição, como base para o entendimento dos processos de preservação dos invertebrados de corpo mole, como, por

## Tipos de Concentrações Esqueléticas

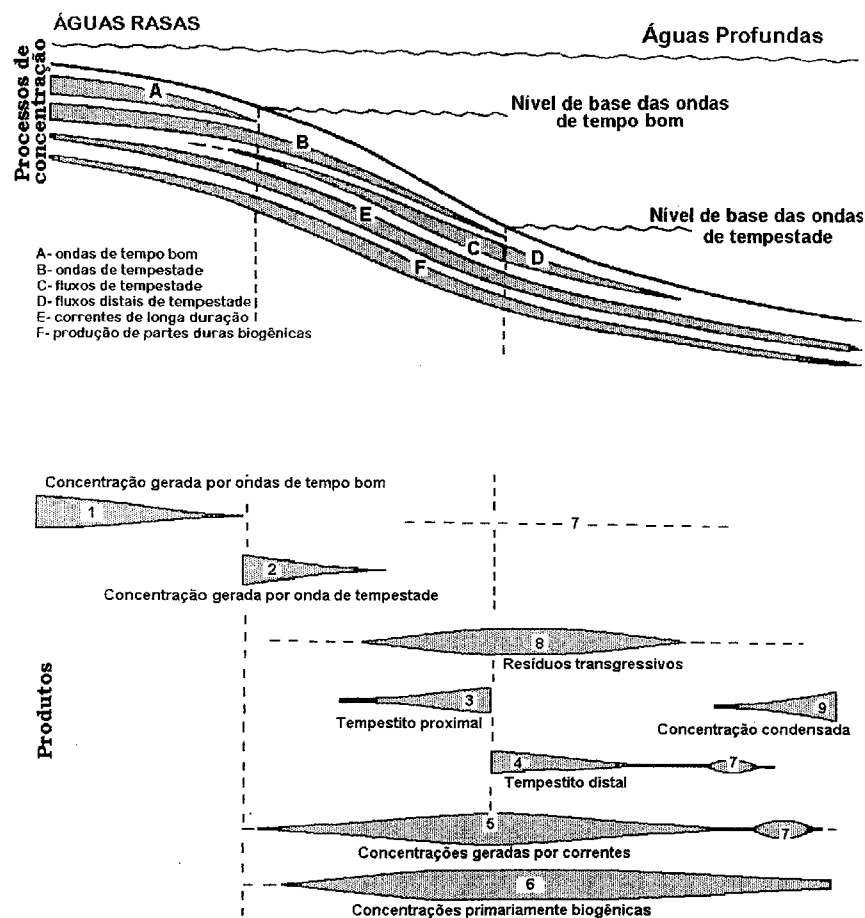


Figura 2 – Distribuição ao longo do gradiente de águas rasas/profundas dos processos concentradores de material bioclástico e seus respectivos produtos, modificado de Fürsich e Oschmann (1993).

exemplo, os encontrados na fauna de ediacara (vendiano, Austrália). Os maiores avanços conquistados nesta área dizem respeito ao entendimento dos processos responsáveis pela preservação das partes moles e biomoléculas, pela dissolução e desintegração das partes duras esqueléticas e pela formação de minerais autigênicos e concreções (Briggs, 1995).

Experimentos com ossos, dentes, conchas e esqueletos de equinodermas, em tambores rotatórios e em ambiente natural, para avaliar grau e tempo de fragmentação e erosão foram efetuados, dentre outros, por Chave (1964), Allen (1984), Daley (1993) e Kidwell e Baumiller (1990). Outros autores estudaram necrólise de organismos terrestres em ambientes naturais (Toots, 1965) e de animais aquáticos em aquários monitorados ao longo de grandes períodos de tempo (Dodson, 1973; Meyer e Meyer, 1986; Plotnick, 1986); ou observaram a dispersão e o transporte seletivo de esqueletos de vertebrados em cursos de rios atuais (Voorhies, 1969; Lawson, 1973). Os dados advindos desses tipos de experimentos mostra claramente que a história de decaimento dos tecidos moles, a desarticulação esquelética e o transporte são fortemente regidos não apenas pelo tipo e intensidade do agente exógeno, mas também pela anatomia básica do organismo em questão, de modo que uma abordagem dualista – geológica e paleobiológica – sempre se faz necessária quando se trata de elucidar a história tafonômica de uma assembléia fossilífera.

Em síntese, a tafonomia dos anos 90 é uma ciência paleontológica com um vasto leque de atividades, onde se integram observações biológicas, sedimentológicas, ecológicas e evolutivas, amparadas em experimentação e firmemente integradas com áreas afins, em especial a geologia sedimentar e a paleobiologia (vide revisão em Behrensmeyer e colaboradores, 2000).

# Tafonomia como ciência paleontológica: um breve histórico

Uma ciência, no sentido popperiano<sup>1</sup> da palavra, se difere da metafísica ou das profissões de fé porque estabelece enunciados falseáveis, ou seja, trabalha com a possibilidade de negação como comprovação ou teste da cientificidade de um determinado enunciado. Ao contrário dos positivistas, por exemplo, que procuravam estabelecer testes comprovadores para todos os enunciados em ciência (= testar para comprovar as teorias e hipóteses), Popper indicou um outro caminho para testar se algo é científico ou não. A noção da falseabilidade no lugar da verificabilidade dos positivistas para testar a cientificidade de enunciados é uma concepção valiosa para a ciência.

- *Um fóssil foi uma vez um organismo vivo* -

Este é um enunciado, Popper o chamaria de enunciado universal, já que tem uma abrangência global, incluindo a idéia de que todo e qualquer fóssil, uma vez reconhecido como tal, implica em uma evidência de um organismo que já foi vivo algum dia e agora está morto.

Que um fóssil está morto parece redundante, mas não o é (vide, por exemplo, Shipmann, 1981). O reconhecimento dos fósseis como verdadeiros restos orgânicos e indícios de vida pretérita é uma descoberta fundamental da humanidade, já que no passado os fósseis eram interpretados como sendo esculturas divinas, brinquedos ou *souvenirs* deixados pela mão divina nas rochas da Terra, para que fossem encontrados pelos homens servindo de amostra do grande poder da criação, uma visão especialmente defendida na Idade Média, quando as *Lusus naturae* (jogos da natureza, denominando os fósseis) eram bastante populares.

---

<sup>1</sup> Referência ao filósofo da ciência Karl Raimund Popper e seu critério de demarcação de um enunciado científico, conforme preconizado em sua obra *Die Logik der Forschung*.

Junto com a investigação sobre a natureza dos fósseis, nasceu também a curiosidade sobre o que os fósseis estão fazendo na rocha, ou seja, como um organismo outrora vivo agora está presente em uma camada rochosa. Desta forma, junto com a paleontologia no *lato sensu* nasceu também a tafonomia, ciência preocupada com os aspectos da passagem dos restos orgânicos da litosfera para a biosfera, nas palavras de Efremov (1940).

Acredita-se que os gregos foram os primeiros que vincularam explicitamente os fósseis às formas de vida pretéritas. Aristóteles, o pai da teoria da criação espontânea da vida, explicou os fósseis como sendo remanescentes de experimentos fracassados, formas de vida que a natureza teria gerado e que não teriam dado certo, ficando petrificados em solos e rochas. A idéia aristoteliana da *generatio spontanea*, com sua *vis plastica* (força geradora) como origem dos fósseis era uma concepção bastante divulgada na Europa, tendo influenciado de forma negativa o estudo e a interpretação de fósseis, até meados do século XVIII. Algumas vozes, porém, se levantaram já no século XV contra a idéia da geração espontânea, preferindo outra explicação para os misteriosos objetos escavados do solo.<sup>2</sup> Uma destas vozes era a de Fracastoro (1483-1553), que não era adepto dessa idéia e foi o primeiro a interpretar os fósseis como restos orgânicos de uma vida pretérita, vítima do dilúvio bíblico. Com isso, inaugurou uma fase na paleontologia que se estendeu, até meados do século XIX: a de interpretar o registro fossilífero em termos do dilúvio descrito na Bíblia.

Um dos grandes cientistas da humanidade, o italiano Leonardo da Vinci (1452-1519), também realizou observações paleontológicas, em especial no campo da tafonomia. Observações de peixes e de bivalves permitiram a Da Vinci a conclusão de que não se tratavam de restos de experimentos da natureza e que tais organismos não morreram em um dilúvio, mas devido a um outro tipo de evento. Para chegar a essas conclusões ele realizou observações atualistas, comparando o resultado de processos atualmente observáveis com o registro geológico, resultado de eventos cessados há muito tempo. Da Vinci disse que em quarenta dias, tempo que durou o dilúvio bíblico, era impossível desarticular e transportar conchas até locais distantes do mar. Achados de bivalves em posição de vida, preservados em rochas a centenas de quilômetros do oceano mais próximo, mostraram ao grande naturalista que essas con-

chas haviam de fato vivido naquele lugar e que o dilúvio bíblico nada poderia ter influído na sua morte e preservação.

O dinamarquês Niels Stensen (1638-1686), mais conhecido como Steno e pelo seu princípio de superposição das camadas, deu importante contribuição à paleontologia e à tafonomia. Sua obra *De solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus*,<sup>3</sup> de 1669, é um marco científico porque inaugura a fase do pensamento geocientífico. Steno comparou estruturas de moluscos recentes e fósseis e demonstrou a natureza orgânica do material. Similar trabalho e conclusão foram apresentados para restos ósseos e vegetais inclusos nas rochas, demonstrando a impossibilidade de uma *generatio spontanea*. Os fósseis de dentes de tubarão que Steno analisou em uma seqüência do neógeno do Norte da Itália foram interpretados não como excrescências autóctones das próprias rochas (os chamados *Glossopterae*) ou como criação divina qualquer, mas corretamente como testemunho de uma era pretérita. Steno utilizou-se de argumentos tafonômicos na comparação dos dentes fósseis como os dentes de tubarões atuais.

Junto com Robert Hooke (1635-1703), George Buffon (1707-1788) e outros, Niels Stensen derrubou a teoria de uma inundação global, apreendida pelos diluvianistas como Fracastoro, defendendo a idéia de vários eventos de avanços e retrações das áreas marinhas.

O naturalista religioso inglês William Buckland (1784-1856), professor de mineralogia e geologia em Oxford, classifica os fósseis, em sua *Reliquiae diluvianae* de 1823, como sendo ante ou pós-diluvianos, sendo um dos primeiros a fazer estudos tafonômicos na concepção mais moderna da palavra. O inglês, ao estudar restos de vertebrados de uma caverna em Kirkdale, no Norte da Inglaterra, achou que as marcas de dentes nos ossos fossilizados eram muito similares às que ele tinha visto em carcassas atacadas por necrófagos. Para ter algum grau de certeza, deu alguns ossos de gado para uma hiena mastigar. Depois comparou os ossos roídos com as marcas nos ossos fósseis da caverna de Kirkdale, chegando a conclusão de que eram muito similares.

O austríaco Armand Gressly (1814-1865), o idealizador do conceito original de fácies como sendo uma entidade rochosa autônoma

<sup>2</sup> Lembrando que o termo fóssil vem da palavra latina *fodere* (=escavar).

<sup>3</sup> Algo como prólogo a uma dissertação de como um corpo sólido é incorporado a um outro corpo sólido pelos processos da natureza.

quando ainda era estudante na Universidade de Strasbourg, utilizou-se de fósseis para reconstituição paleoambiental e realizou estudos tafonômicos. Ele analisou minúcias na orientação de conchas para decifrar paleocorrentes e paleodireções de ondas, e propôs a utilização da razão entre as valvas esquerdas e direitas nos sedimentitos para determinar proximidade e a configuração de antigas linhas de costa.

Georges Cuvier (1769-1832), o pai da paleontologia de vertebrados, renuncia à idéia do único evento catastrófico para explicar a ocorrência de fósseis marinhos longe dos oceanos atuais e a substitui pela conhecida *Teoria das Revoluções* – catástrofes repetidas ao longo do tempo geológico causariam extinções em nível local ou regional, com criação subsequente de uma nova biota: Cuvier reconheceu muito bem o verdadeiro significado dos fósseis e estava preocupado com a sua história de preservação, mas ele não apoiava suas idéias em exemplos atuais, isto é, para ele o presente não era a chave do passado. O paleontólogo francês era catastrofista e criacionista, conjugando duas concepções ou *weltanschauungen* paleontológicas, até hoje existentes. Ao analisar a sua obra, nota-se a extrema preocupação não apenas em descrever os fósseis e fazer a sua classificação (afinal, a época era da *geognosia*, ou seja, a escola descritiva e classificatória das geociências) mas também em oferecer relatos minuciosos dos afloramentos fossilíferos, uma preocupação que parece ter desaparecido da paleontologia, no final do século XIX e início do XX. No atlas, tomo 10, de seu *Recherches sur les ossements fossiles*, de 1836, Cuvier apresenta várias e detalhadas seções estratigráficas de correlações e belíssimas reproduções descritivas de afloramentos, com indicação de texturas, estruturas sedimentares, espessuras dos estratos, indicação dos níveis fossilíferos etc., mostrando que para ele não havia dissociação rocha-fóssil. Exemplo dessa ilustração é mostrado a seguir (Figura 3).

Cuvier, embora não realizasse estudos tafonômicos explícitos, tinha clareza sobre a importância que uma correta interpretação da sequência de rochas tem para o estudo paleontológico e para o entendimento sobre o ambiente de vida das faunas pretéritas e de seu destino no tempo geológico.

Seu discípulo d'Orbigny, em 1949, levou a concepção do catastrofismo ao extremo, reconhecendo 27 eventos de destruição e recriação de faunas na Bacia de Paris. Contudo, ele também realizou estudos tafonô-

**Figura 3**  
Ilustrações de afloramentos da obra de G. Cuvier (1836).  
Notar a riqueza nos detalhes das rochas sedimentares observadas pelo paleontólogo: não se trata de um esboço tosco, mas do registro de todas as variáveis geológicas importantes, como mudanças de fácies, espessura de camadas e precisa locação dos fósseis (na elipse).



micos de excelência, como atestam seus registros sobre carcaças flutuantes, bivalves desarticulados e outros fatores indicativos de transporte.

Esses e outros pesquisadores (Leopold von Buch e Charles Lyell, e outros nomes ligados aos primórdios da geologia) manifestavam sua preocupação com aspectos ligados à morte, transporte e soterramento dos organismos outrora vivos, abordando, portanto, questões tafonômicas.

Contudo, a existência de uma escola tafonômica dentro da geologia, em geral, e da paleontologia, em especial, ocorreu somente no século XX, quando um grupo pequeno, mas extremamente atuante em termos de pesquisa e produção científica se estabeleceu na Alemanha, formando a escola atualista alemã de paleontologia, capitaneada por nomes como Otto Abel (1875-1946), Johannes Walther (1860-1937) e Johannes Weigelt (1890-1948).

Essa escola é denominada de atualista pelo fato de seus integrantes realizarem experimentos e observações na natureza para explicar e decifrar o passado geológico, num procedimento flagrantemente contrastante com a da escola catastrofista de Georges Cuvier e seguidores.

Em 1928, Rudolf Richter fundou o até hoje ativo *Institut Senckenberg am Meer*, com o objetivo de catalisar e fomentar estudos de sedimentação e preservação de organismos no Mar do Norte e sua mundialmente famosa planície de maré. Com essa diretriz de pesquisa, Richter inaugurou o campo da *Aktuopaläontologie*, ou seja, a paleontologia, que se apoia fortemente no estudo da vida e da morte de organismos atuais para explicar o registro fóssilífero, uma linha de pesquisa que está sendo retomada atualmente (Kowalewski, 1999).

Naquela época, no final dos anos 20, Otto Abel, assim como os outros integrantes da escola atualista alemã de paleontologia, já era nome de fama e peso na ciência da Alemanha, autor de vários livros e inúmeros artigos sobre paleontologia de vertebrados. Abel tentou a reconstituição de jazimentos fóssilíferos, tentando estabelecer *Lebensbilder*,<sup>4</sup> a partir dos registros e reconheceu que existem problemas na preservação, o chamado *tendenciamento*. Quando analisou uma concentração densa de restos ósseos (= *bone-bed*) de ungulados miocênicos, preservados em rochas de origem fluvial, na localidade de Pikermi, na Grécia, concluiu que o mecanismo primordial gerador da ocorrência fóssilífera devia ter sido momentos de pânico nas manadas, talvez gerados por fogo nas estepes miocênicas da Grécia. No seu desenfreado estouro, os animais da manada tentaram cruzar o sistema fluvial em locais inadequados e morreram por afogamento. As carcaças em desarticulação no leito dos rios se acumulariam ao longo do tempo na forma de um *bone-bed*, altamente concentrado. Este tipo de averiguação, com sua linha de raciocínio peculiar, procurando causa e efeito na interface biosfera/litosfera, pode ser corriqueiro e padronizado nas análises paleoecológicas atuais, mas não o era nos tempos de Abel, quando a Paleontologia ainda era fortemente dominada pela sistemática - a busca pela classificação. Otto Abel foi o primeiro a estudar intemperismo em ossos e tentar decifrar tempo pós-morte/pré-soterramento em restos de paleovertebrados, estudo que seria retomado

<sup>4</sup> Termo alemão significando *retrato de vida*.

com grande ênfase na década de 1980, por pesquisadores como Andrew Hill e Anna Kay Behrensmayer.

Analisando-se a literatura, parece que o nome de maior influência e importância para a tafonomia foi o de Johannes Walther (1860-1937), que impulsionou os estudos desta ciência através de sua obra fundamental, publicada em 1919, intitulada *Allgemeine Palaeontologie – geologische Probleme in biologischer Betrachtung*.<sup>5</sup> Neste livro, de 547 páginas, ele lança as bases para um trabalho de Paleontologia, amplamente fundamentado na tafonomia. O cerne da questão, para Walther, era tratar os fósseis como inclusões na rocha (*Fossilien als Einschlüsse in den Gesteinen*), destacando que os fósseis isolados da rocha ou desvinculados do afloramento podem até fornecer dados zoológicos ou botânicos importantes, mas que estes só *adquirem seu valor completo e integral apenas quando observados como parte integrante e indissociável da rocha*, ambos produtos de processos pretéritos que o geocientista deve estudar e entender. Walther não era geognosista, preocupado com a descrição e classificação de rochas e fósseis, mas era um geocientista que seria moderno e atual se vivesse hoje. No tocante à tafonomia, preocupava-se com a questão dos tendenciamentos, dizendo que o fato de a paleontologia trabalhar apenas com *Leichenfeldern* (= tanatocenoses), modificações introduzidas durante a fase de morte e de pós-morte, deve afetar o registro fóssil e a sua interpretação correta. No livro de 1919, ele dedica mais de vinte páginas à discussão da *causa mortis* em assembleias fóssilíferas e os possíveis tendenciamentos que estas podem apresentar.

No século XX, seu aluno e amigo Johannes Weigelt honrou o mestre, desenvolvendo sobremaneira o estudo e a aplicação de métodos e observações tafonômicas na paleontologia da Alemanha. Ele realizou estudos tafonômicos com plantas, estudando os restos vegetais do *Kupferschiefer* do permiano, quanto ao transporte. Estudou em demasia a questão de morte, necrólise, desarticulação, transporte e soterramento de vertebrados, baseando-se em uma catástrofe ambiental observada no lago Smithers, na Georgia (Estados Unidos), em dezembro de 1924. Nesta data, uma queda anormal e muito acentuada da temperatura causou mortandade catastrófica da biota, em especial de vertebrados (Figura 4). As observações feitas por Weigelt, no período pós-catástrofe, formaram a base para

<sup>5</sup> Paleontologia geral – problemas geológicos sob óptica biológica.

o seu clássico livro intitulado *Rezente Wirbeltierleichen und ihre paleobiologische Bedeutung*. Trata-se da primeira obra completa e específica de tafonomia de vertebrados, tão importante e atual que foi traduzida para o idioma inglês e publicado muitos anos depois de sua morte.

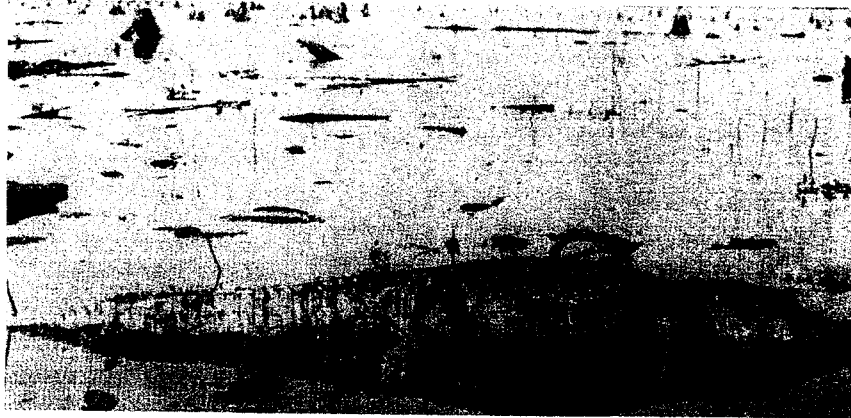


Figura 4 - Fotografia do lago Smithers, no Texas (Estados Unidos), tirada por Weigelt em 1924, após a violenta queda de temperatura no inverno daquele ano. O *alligator* em primeiro plano foi morto por congelamento (Weigelt, 1927).

Outros integrantes da escola atualista alemã de paleontologia, como Wasmund (1926) com o seu conceito de *Tanathocenose* e Quenstedt (1927) apresentando seus conceitos de tafocenoses e oritocenoses, publicaram artigos e livros fundamentais para a tafonomia.

No panorama mundial, isto é, fora da Alemanha, a tafonomia (ou bioestratonomia, como era chamada antes do trabalho de Efremov, 1940) não recebia a devida atenção, e poucos eram os pesquisadores atentos aos problemas que afetam o registro fóssil, como a questão dos tendenciamentos durante a gênese das concentrações fossilíferas. Dentre os mais conhecidos, pode-se citar Potonié que, em 1910, apresentou um trabalho sobre bioestratonomia de plantas, de Chaney (1924) sobre tendenciamento em tanatocenoses vegetais. A maioria dos trabalhos de paleontologia, no início do século XX, contemplavam, afóra a sistemática e a classificação, apenas a questão da fossilização e de seus processos físico-químicos (carbonificação). Processos bioestratinômicos e a questão dos tendenciamentos eram solenemente ig-

norados, como uma rápida análise das principais obras de paleontologia da época demonstra.

O livro-texto de Hoernes (1910) sobre paleontologia cita apenas brevemente os processos de fossilização, o que também acontece com as obras de Hirner (1927) e outros clássicos da paleontologia (por exemplo Shrock e Twenhofel, 1953).

Em 1940, Efremov publica seu artigo *Taphonomy – a new branch of Palaeontology*, no algo obscuro periódico chamado *Pan-American Geologist*, que poucos anos mais tarde sairia de circulação. Neste artigo, Efremov (1940) lança o manifesto de uma ciência que os paleontólogos alemães na verdade já praticavam há quarenta anos. Pela leitura dos textos não fica claro se Efremov estava familiarizado com o trabalho da escola alemã de *Aktuopaläontologie*, mas ele próprio, ao falar da problemática sobre as “leis que governam a passagem dos restos orgânicos da biosfera para a litosfera” reconhece que tanto os problemas, como as metodologias não constituem novidades. Em todo caso, ele define formalmente um novo campo das ciências naturais, intimamente relacionado à geologia e a biologia. Por esta razão, ele pode ser considerado o “pai da tafonomia”. Dez anos mais tarde, Efremov (1950), publica uma versão ampliada de seu trabalho pioneiro cuja tradução para o francês, três anos mais tarde, divulga os conceitos da tafonomia efremoviana entre os europeus, que até então ignoravam os trabalhos do autor russo.

Mas mesmo com a relativa divulgação da tafonomia de Efremov (1940, 1950) e da crescente produção da escola alemã de paleontologia atualista (Classen, 1930; Laatsch, 1931; Trusheim, 1931), a maior parte do mundo geocientífico desconhecia esse campo da paleontologia, atendo-se mais à classificação dos fósseis. Essa tendência estende-se até a de 1970. Menções à bioestratonomia são raras ou inexistentes nos livros básicos da época. Obras como a de Davies (1925) ou de Brower (1959) sobre paleontologia geral ignoram, por completo, a tafonomia. A famosa obra de Pokorný (1958), publicada em dois volumes, sobre microfósseis, tem 38 páginas sobre preparação, apenas onze sobre aspectos estratigráficos e uso de microfósseis para fins de correlação e nenhuma linha sequer sobre aspectos tafonômicos dos microorganismos fósseis. Até a obra do alemão Otto Schindewolf (1950), *Grundfragen der Paläontologie*, abordando questões básicas da paleontologia, não trata de tafonomia, embora o

livro fosse fundamental nas universidades alemãs, até 1960, tendo sido escrito por um contemporâneo da escola de *Aktuopaläontologie* alemã.<sup>6</sup>

No contexto da discussão anterior, deve ser considerado o fato de que os principais expoentes da escola de *Aktuopaläontologie* alemã, tais como Weigelt e Richter estiveram ativos e produtivos, até o final de suas vidas. Em 1951, por exemplo, um grupo de alunos de Richter, incluindo Krömmelbein, dentre outros, lança um *Festschrift* (= texto comemorativo) em homenagem aos 70 anos do velho mestre, um volume de mais de trezentas páginas, constituindo uma edição especial dos tratados do Instituto Senckenberg am Meer, que, como já mencionado anteriormente, foi fundado por Richter, no início do século.

Fica claro, portanto, que não era a falta de atividade e produção científica que impedia tanto a escola russa como a alemã de tafonomia de ter maior penetração no meio geocientífico da época. Analisando-se brevemente o contexto histórico, pode-se concluir que duas questões básicas impediram uma mais ampla divulgação e utilização da tafonomia no mundo das ciências paleontológicas, até a metade do século XX. Essas duas questões são: a) a barreira da língua e b) a situação política daquela época (vide ampla revisão em Cadée, 1991).

Os escritos de Efremov somente se popularizaram quatorze anos depois da publicação do primeiro artigo, em 1940. No entanto, a grande divulgação só iria ocorrer anos mais tarde com a distribuição de textos em inglês (Efremov, 1958). Claramente, a barreira da língua foi determinante nesse caso. Algo similar aconteceu com a tafonomia na Alemanha. Em decorrência da língua, os escritos da escola alemã de actuopaleontologia tiveram pouca divulgação e penetração dentro e fora da Europa. Um exemplo disto, é o grandioso livro de Weigelt de 1927, intitulado *Wirbeltierleichen und ihre paleobiologische Bedeutung*, que o mundo praticamente só passou a conhecer em 1989, através de tradução publicada nos Estados Unidos, com o título *Vertebrate carasses and their paleobiological implication*.

Em resumo, portanto, o papel da língua e sua influência na propagação de idéias científicas constitui um fator crítico, estando a história

<sup>6</sup> Cabe o comentário de que a obra de Schindewolf, com ou sem tafonomia, continua muito atual, a ponto de merecer uma tradução para o inglês, publicada em 1993 pela *University of Chicago Press*.

repleta de exemplos, em que o pioneirismo de determinado pesquisador ou grupo não é adequadamente reconhecido devido ao problema da barreira de língua. O que aconteceu com a tafonomia, no início do século XX, é um exemplo clássico disto, pois os escritos em russo e alemão, hoje reconhecidos e consagrados, pouco contribuíram para tornar essa ciência conhecida.

Nos Estados Unidos, por exemplo, a tafonomia só começa a ser considerada, no final da década de 1950, a partir dos textos de G. Simpson (1961) e, principalmente, do eminente Everett Olson, que era amigo pessoal de Efremov. Até então, a paleontologia norte-americana, formadora considerável de opinião no meio geocientífico, ignorava solenemente os conceitos e a metodologia tafonômica.

Um outro problema para a falta de divulgação das idéias tafonômicas da escola alemã foi a política, como muito bem apontado por Cadée (1991). O sentimento anti-alemão do mundo pós-guerra no período de 1914-1918 e, particularmente, pós-Segunda Guerra Mundial retardou significativamente a descoberta da tafonomia na paleontologia fora da Alemanha.

No período compreendido entre 1960-1970, o panorama na paleontologia mundial se modifica, ocorrendo então uma verdadeira explosão em termos de divulgação da tafonomia. Uma das obras básicas é, sem dúvida, o livro-texto de Arno Müller (1963) *Lehrbuch der Paläozoologie*, um compêndio de paleontologia em dois volumes. O primeiro volume dessa obra, de 387 páginas, aborda a bioestratigrafia com sessenta páginas, e introduz formalmente a *fossildiagenese* ou diagênese dos fósseis, como fator tafonômico de tendenciamento, dedicando-lhe outras trinta páginas. No capítulo que trata da paleoecologia, Müller analisa morte e necrólise e, em outros pontos do texto (páginas 54 e 62), aborda o estudo sobre paleocorrentes.

Outras obras importantes que contribuíram para a popularização da tafonomia, na paleontologia, são as de: a) Zapfe (1954) abordando aspectos da tafonomia de restos esqueléticos preservados em cavernas; b) Olson (1957) sobre frequência de tamanho em tanatocenoses; c) Johnson (1960) sobre a natureza incompleta do registro paleontológico; d) Seilacher (1960) referente a interpretação de paleocorrentes a partir de fósseis; e) Schaefer (1962) tratando de observações actuopaleontológicas no Mar do Norte; e) Shotwell (1964) sobre dinâmica de populações fósseis; f) Chave (1964) incluindo a durabili-



dade e preservação de e restos esqueléticos; g) Lawrence (1968) analisando a perda tafonômica de informações; h) Voorhies (1969) apresentando estudo sobre transporte de ossos; i) Brain (1969) abordando as aplicações da tafonomia na arqueologia, e j) Gradzinski (1970) sobre tafonomia de dinossauros, apenas para citar alguns exemplos do final da década de 1960 e início da década de 1970.

A década de 1970 marca a redescoberta da tafonomia no sentido da escola de actuopaleontologia alemã, sendo que na a década de 1980 a tafonomia firma-se no cenário da paleontologia mundial. Os trabalhos de Behrensmayer (1975) e Hill (1980), retomando a tradição da escola alemã em observar processos atuais para interpretar fósseis, iniciam uma nova fase na pesquisa em tafonomia de vertebrados, enquanto que a criação do *Sonderforschungsbereich Palökologie* na Universidade de Tübingen, por Adolf Seilacher (1976), injeta novos conceitos na interpretação da gênese de concentrações esqueléticas densamente empacotadas, tais como os *bone-beds* e coquinas (= *shell-beds*). A. Seilacher foi um dos grandes divulgadores da tafonomia ao propor, com todas as letras, que os fósseis deveriam ser tratados como partículas sedimentares, no ciclo exógeno e que assembléias fossilíferas deveriam ser consideradas como termos especiais de fácies. Já em 1970, A. Seilacher propõe o termo *Fossil-lagerstätten*, hoje muito utilizado, o qual está fundamentado nesta concepção sedimentológica da gênese das acumulações fossilíferas.

Pesquisas tratando dos problemas de como os processos pós-morte distorcem o registro paleontológico (tendenciamentos) sofreram um novo impulso no final da década de 1980. A avaliação dessas perdas tem sido realizada sob a óptica do *transporte diferencial* (Kidwell e Bosence, 1991); da *destruição diferencial* dos restos esqueléticos, decorrentes de diferenças na composição mineralógica, biomassa e modo de vida (Allison e Briggs, 1991; Donovan, 1991) e da perda de informação decorrente da *mistura de populações não contemporâneas*, em uma mesma assembléia ou concentração fossilífera (*time-averaging*) (Fürsich e Aberhan, 1990; Kidwell e Behrensmeyer, 1993b).

Fürsich e Aberhan (1990) notaram que os processos e o tempo envolvido na acumulação dos restos esqueléticos varia nos diversos tipos de ambiente. Sabe-se, hoje, que as concentrações fossilíferas marinhas rasas do Recente, que exibem alto grau de mistura temporal

(*time-averaging*), provavelmente registram mistura de gerações sucessivas e de comunidades distintas, com, no mínimo, centenas a milhares de anos de diferença (Kidwell, 1993; Kowalewski e colaboradores 1998) e não apenas dezenas de anos, conforme suposto anteriormente. Infelizmente, entretanto, a aplicação do princípio do uniformitarianismo no que tange o grau de mistura temporal das assembléias do paleozóico é dificultado pelas diferenças (microestrutura) nas carapaças dos organismos (Kidwell e Brenchley, 1994) e nas taxas de bioturbação e bioerosão.

E no ensino? Aos poucos a tafonomia ganha espaço nas obras de divulgação e nos livros-textos de paleontologia, especialmente a partir da década de 1980. Mais recentemente Simões e Kowalewski (1999), chamaram a atenção para a importância do ensino da tafonomia nos cursos de graduação. Os autores destacaram que não apenas os aspectos diagenéticos devem ser abordados, mas também importantes questões devem ser introduzidas e discutidas, isto é: a) como uma concentração fossilífera é formada? b) seriam elas representantes fidedignos de uma comunidade original ou de um dado ambiente? e c) qual é a resolução temporal e espacial preservada em uma concentração fossilífera representada por apenas um único horizonte? De acordo com eles, expor aos alunos estes e outros problemas tafonômicos importantes contribui notavelmente para o desenvolvimento de um pensamento crítico acerca do registro fóssil, em especial de suas potencialidades e limitações.

Entretanto, as obras com abordagem tafonômica especialmente para os cursos de graduação são raras. A pequena obra de Shipman (1981), com o provocante título *Life History of a fossil (História da vida de um fóssil)* é uma exceção, tendo auxiliado a divulgação da tafonomia ao nível de graduação. Outros livros-textos desta época, contendo capítulos voltados à tafonomia (Ziegler, 1983, Dott e Stanton, 1981) também foram importantes.

As principais revistas de geologia sedimentar e paleontologia, tais como *Paleo-3*, *Lethaia*, *Journal of Sedimentary Geology* e *Palaos* publicaram, ao longo da década de 1980, uma vasta gama de artigos sobre tafonomia, incluindo invertebrados e vertebrados. Marcos ou *benchmark-papers* incluem: a) Kidwell e Jablonski (1980) sobre retroalimentação tafonômica b) Behrensmayer e Kidwell (1985) sobre a contribuição da

tafonomia à paleobiologia; c) Kidwell e colaboradores (1986), tratando do arcabouço conceitual e metodológico da tafonomia; d) Brett e Baird (1986) sobre a tafonomia comparada e o conceito de tafofácies; e) Speyer e Brett (1986) abordando a gênese de depósitos de *obrução* (= *obrutition*) em tafocenoses de trilobitas; f) Flessa (1987) sobre a tafonomia de invertebrados em ambiente marinho e g) Gastaldo (1989) referente à tafonomia de plantas.

No contexto anteriormente mencionado, devem ser lembrados também os trabalhos de Reif, Kreisa, Aigner e outros, apresentando artigos tafonômicos sobre depósitos gerados por eventos episódicos, em um simpósio realizado em Tübingen, Alemanha, em 1980. Tais contribuições foram, posteriormente, publicadas por Einsele e Seilacher, ambos professores de Tübingen, no hoje célebre volume intitulado *Cyclic and Event Stratification*, de 1982. Esse livro é importante porque não apenas apresentou uma nova maneira de analisar a tafonomia de assembléias fossilíferas, mas marcou época dentro da história da estratigrafia moderna como texto básico no estudo de ciclos e eventos, como geradores do registro estratigráfico (ver revisão em Holz, 1998).

O início da década de 1990 é caracterizado pelo esforço em condensar e organizar os múltiplos avanços e descobertas que a tafonomia experimentou, desde a década de 1970. Assim várias importantes obras foram publicadas com destaque para o livro editado por Allison e Briggs (1991), Donovan (1991) e Kidwell e Behrensmayer (1993), cabendo também citar o capítulo de tafonomia da obra editada por Briggs e Crowther (1990). Todas são obras obrigatórias de consulta e referência pelo caráter abrangente e ao mesmo tempo integrador e sintetizador, embora com o nível de abordagem mais adequado ao nível de pós-graduação. Apenas em 1999 aparece o primeiro livro de tafonomia voltado ao ensino de graduação (Martin, 1999).

Atualmente, os estudos tafonômicos estão principalmente voltados para a questão da resolução temporal de assembléias fossilíferas (Fürsich e Aberhan, 1990; Kidwell e Behrensmayer, 1993; Flessa e Kowalewski, 1994; Kowalewski, 1997; Kowalewski e colaboradores, 1998) (vide terceiro capítulo). Tenta-se estimar quanto tempo está representado por cada nível ou camada fossilífera, já que sucessivas populações, às vezes de biozonas distintas (Fürsich, 1978), podem estar misturadas em um única camada. Essa questão é abordada por Kidwell

e Bosence (1991) e sobremaneira no compêndio editado por Kidwell e Behrensmayer (1993), onde são reunidos diversos trabalhos sobre a questão da resolução temporal.

Outro assunto retomado dos tempos pioneiros, do início do século, é o da tafonomia experimental, através do desenvolvimento de experimentos mais rigorosos, tanto em laboratório quanto em campo, abordando a necrólise, o transporte, a abrasão e a dissolução de restos esqueléticos, particularmente de organismos marinhos. Uma síntese interessante sobre o tema é apresentada por Briggs (1995).

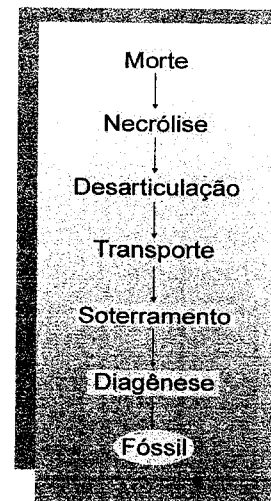
A tafonomia tende a se afirmar agora como uma ciência autônoma, embora firmemente entrelaçada com a geologia sedimentar e a paleontologia. Do lado da geologia sedimentar, a tafonomia tende para o campo da estratigrafia de ciclos e eventos, através de estudos que explicam a origem das acumulações esqueléticas, com os mecanismos controladores de ciclos e eventos sedimentares (Brett e Seilacher, 1991), bem como estudos sobre o controle estratigráfico sobre a formação de ocorrências fossilíferas (Holland, 1995; Kowalewski, 1996). Por outro lado, com a paleontologia, há forte entrelaçamento com os estudos paleoecológicos e evolutivos (Behrensmayer e colaboradores, 1992; Kowalewski, 1996, 1997), e mais recentemente sobre as implicações da tafonomia sobre a metodologia cladística (Simões e colaboradores, 2000).

# A análise tafonômica básica

## Introdução

Neste capítulo serão abordadas as metodologias básicas da tafonomia, abrangendo as *cinco etapas fundamentais na "vida" de qualquer fóssil*, ou seja, eventos ou estágios que o candidato a fóssil atravessa e que devem ser analisados e reconstituídos pelo tafônomo, tal qual um detetive reconstitui a história de um crime (Palmer, 1992).

Neste contexto, a chamada *análise tafonômica básica* abrange as etapas deste a morte do organismo e a averiguação de suas causas, a necrólise e a desarticulação esquelética, o transporte, o soterramento final até a diagênese e sua influência sobre a fossilização (Figura 5). Realizada essa análise básica, o tafônomo terá subsídios para empreender discussões e análises mais detalhadas e aprofundadas, em algum aspecto particular (grau de mistura temporal, isto é, *time-averaging*).



Trajetória  
hipotética  
de um resto  
orgânico  
até sua  
fossilização

Figura 5

Quadro-resumo incluindo as etapas da análise tafonômica básica, visando a reconstituição das principais etapas do processo de preservação de um fóssil.

Na natureza, entretanto, essas etapas não ocorrem necessariamente de maneira linear, mas com superposições. Desarticulação e transporte podem, por exemplo, ocorrer ao mesmo tempo. Explicação no texto.

## Morte

A história tafonômica de um organismo inicia com a sua morte. Os processos necrobióticos<sup>1</sup> são difíceis de quantificar ou qualificar no caso de fósseis, mas a análise tafonômica pode fornecer interessantes pistas sobre as *causa mortis* e sobre as condições que levaram um organismo a sucumbir.

Sempre que possível, isto é, quando há dados suficientes, a análise tafonômica deve incluir um estudo dos parâmetros ambientais ou bióticos que levaram um organismo à morte, não apenas porque enriquece a reconstituição paleoecológica, mas porque pode existir um vínculo forte entre o tipo de mortandade e o evento de soterramento, conforme discussão a seguir.

### TIPOS DE MORTE

Na natureza são reconhecidos, basicamente, dois tipos de mortandade. Uma é a *morte seletiva*, que afeta determinadas faixas de idades na população e é causada por fatores como envelhecimento, doença e predação. De uma maneira geral, a morte seletiva, geralmente dita morte natural, afeta os indivíduos mais jovens e mais velhos da população, porque estes são mais sujeitos a tais fatores, já que nessas classes de idades se encontram mais indivíduos fracos, inexperientes, debilitados e suscetíveis a contrair doenças.

A tanatocenose resultante desse tipo de mortandade irá apresentar predominantemente elementos dessas classes de idades, e um estudo estatístico das classes de idades presentes irá apresentar uma distribuição bimodal mais ou menos acentuada, refletindo uma maior presença de indivíduos jovens e de indivíduos senis.

O outro tipo de morte é a *não seletiva* ou *catastrófica*, que ocorre quando algum evento de grande magnitude (enchentes descomunais, tempestades, secas) atinge grande parte da população indistintamente. Nesse caso, o estudo estatístico das classes de idade representadas pela tafocenose

em estudo irá apresentar uma distribuição que reflete mais ou menos fielmente a composição original da biocenose, com proporção entre juvenis, adultos e senis de acordo com a estrutura populacional original (Figura 6A). Neste caso, não vai ocorrer bimodalidade, porque na natureza não existem populações com essa composição estatística.

Portanto, quando há algum sinal de bimodalidade na composição estatística por idade dentro da assembléia fóssil, pode-se especular que tal assembléia é resultado do acúmulo de indivíduos que sofreram algum tipo de morte seletiva (Figura 6B).

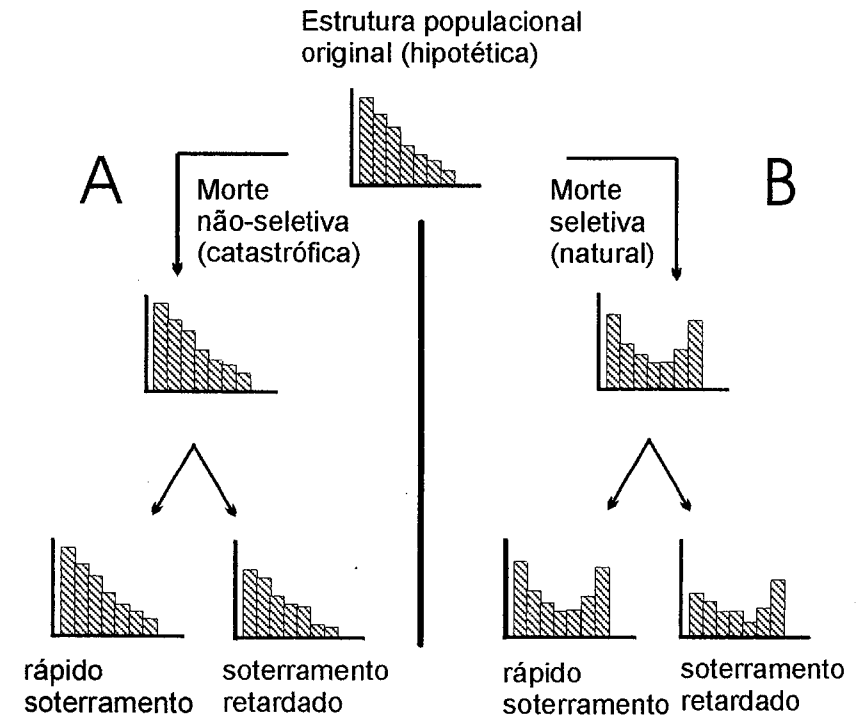


Figura 6 - O padrão de distribuição das classes de tamanho presentes em uma tafocenose permite determinar o tipo de morte ocorrido. Notar o padrão de estrutura populacional preservada no caso de morte não-seletiva (A) e a bimodalidade no caso de morte seletiva (B). Dependendo do tempo entre a morte e o soterramento final, a composição da tafocenose pode mudar devido à influência de fatores como intemperismo e necrofagia, afetando alguns elementos ósseos e, portanto, a estatística de idades (Simões e Holz, 2000).

<sup>1</sup> Os processos fisiológicos que levam à morte de um organismo (degradação celular etc.).

Uma vez determinado o tipo de mortandade ocorrida, aflora uma questão evidente: qual foi a causa da morte dos indivíduos e, especialmente em se tratando de morte catastrófica, qual foi o evento? A resposta nem sempre é fácil e pode estar tanto nos indivíduos quanto na análise de fácies.

Ao nível do indivíduo, como principais *causa mortis* podem ser citadas:

- a) doença (sinais de doença nos ossos, como a sífilis);
- b) predação (marcas de dentes em ossos, perfurações em conchas);
- c) acidentes (morte de insetos em âmbar, lagos de asfalto, queda em fendas cársticas).

Essas causas afetam predominantemente os mais jovens, devido à suscetibilidade maior a doenças e à falta de experiência frente a ataques de predadores. Os acidentes, por sua vez, podem eventualmente afetar não apenas alguns indivíduos desatentos, mas a população inteira, como será discutido mais adiante.

Se a análise estatística indicar morte não-seletiva, deve-se procurar causas que possam afetar uma população inteira, ou seja, eventos de magnitude suficiente para atingir quase que instantaneamente um grande número de indivíduos (Figura 7). Nesse caso, a resposta geralmente está na fácies sedimentar que contém a tafocenose em análise.

O paleontólogo deve-se lembrar que o registro sedimentar é predominantemente episódico (vide Desarticulação e transporte), isto é, apenas os eventos de maior magnitude deixam seu registro, obliterando o registro do dia-a-dia, quando a sedimentação é menos expressiva. Isso se aplica tanto para sistemas continentais como para marinhos. Um sistema fluvial, por exemplo, apresenta baixas taxas de erosão, transporte e sedimentação durante boa parte de seu período de existência, o que é a situação normal, observável no dia-a-dia. Eventos seculares como grandes enchentes mudam completamente esse panorama: o rio aumenta sua capacidade e sua carga, maior carga de sedimento é mobilizada, ocorrem rompimentos de diques e inundações nas planícies adjacentes. Esse evento ficará registrado na forma de migração lateral das barras fluviais e na sedimentação fina, na planície de inundação. É durante esses eventos que restos da biota são soterrados e preservados, e esses eventos, do ponto de vista da biota, são catastróficos.



Figura 7  
Carcaças  
de cavalos  
mortos  
por inanição  
(Weigelt, 1927).

O mesmo se aplica para sistemas marinhos. Na plataforma marinha, sob condições normais, uma fauna bentônica desenvolve sucessivos ciclos de vida sem ser afetada por nenhum evento significativo de sedimentação. Conchas desarticuladas resultantes de mortandade não-seletiva ficarão distribuídas pela plataforma, sendo misturadas à fauna vivente. Durante uma tempestade de maior magnitude, o nível de ação das ondas fica muito mais baixo, podendo retrabalhar significativamente as camadas de fundo. Com isso, a fauna bentônica é exumada de seu hábitat natural, em parte, mantida em suspensão pelas horas que a tempestade durar, e elementos recém-mortos podem vir a ser concentrados junto com elementos mortos já existentes, quando a tempestade amainar. O resultado desse processo é um leito altamente concentrado de bioclastos (coquinas) associadas à fácies de tempestitos, caracterizadas principalmente pela ocorrência conspícua de estruturas sedimentares do tipo *hummocky cross stratification*.<sup>2</sup>

<sup>2</sup> Tipo de estratificação resultante da ação de ondas de tempestades sobre o fundo marinho, vide discussão adiante.

Em alguns casos, os acidentes como aprisionamento em resinas e queda em fendas pode atuar não apenas ao nível de indivíduo, mas sobre a população inteira. Vários registros na literatura podem servir de exemplo.

Uma ocorrência famosa desse tipo é verificada na localidade de La Brea, na Califórnia (Estados Unidos), onde uma manada de ungulados miocênicos ficou presa em um lago asfáltico. No mioceno, ocorria um raro caso de asfalto natural (afloramento natural de hidrocarbonetos), formando uma ampla região similar a um pântano. Os animais, provavelmente dominados pelo pânico devido ao ataque súbito de predadores, pegaram a rota errada de fuga e sucumbiram, presos no asfalto pegajoso.

Um outro exemplo de morte catastrófica pode ser rapidamente citado. No Estado de Wyoming (Estados Unidos), sedimentos miocênicos de origem fluvial exibem uma rica tafocenose de titanotérios, em assembléia monoespecífica. A peculiar composição taxonômica da ocorrência e o fato desta estar preservada em fácies de barras fluviais indica que manadas inteiras ao tentarem atravessar o rio (fugindo de predadores), quando este estava com um volume d'água acima do normal, morreram por afogamento. As carcaças ficaram presas nas barras fluviais e os elementos esqueléticos foram incorporados aos arenitos, formando tafocenoses predominantemente monoespecíficas.

Outros eventos que podem levar populações inteiras à morte incluem asfixia, principalmente no meio aquoso, onde quedas no teor de oxigênio ou toxinas (sulfetos) levantadas do fundo podem afetar severamente as populações aquáticas. As tempestades podem ser responsáveis por essa mobilização de fundos anóxicos e venenosos, espalhando material nocivo nas águas normalmente oxigenadas, levando à morte a fauna neotônica e planctônica. Um mecanismo similar tem sido sugerido para explicar, por exemplo, a mortandade dos répteis mesossaurídeos do permiano da Bacia do Paraná (Lavina e colaboradores, 1993), onde uma acumulação esquelética expressiva destes répteis ocorre em associação com tempestitos (Holz e Soares, 1995). A morte por falta de alimento causada por estiagens prolongadas (Figura 8), quedas de temperatura (durante invernos anormalmente rigorosos) e por trapeamento em areia movediça podem ocorrer em biotas terrestres (Weigelt, 1989).



Figura 8 - Grupo de hipopótamos pouco antes da morte. O seu habitat, o lago Tanganyki, na África, normalmente com uma lâmina d'água de até 4 metros, secou totalmente em 1950 (Müller, 1992).

Em muitos casos, os organismos não morrem de imediato e a luta pela vida fica preservada no registro fossilífero. Exemplos desse tipo encontram-se com frequência no Folhelho de Solnhofen, do jurássico da Alemanha, onde rastros produzidos por limúlídeos, muitas vezes, terminam com o próprio animal fossilizado (Figura 9). Cabe comentar que esse tipo de preservação não apenas fornece evidências sobre o tipo de morte, mas também sobre o regime de sedimentação. No caso da figura 9, um soterramento muito rápido fica evidenciado, uma vez que tanto o rastro quanto o próprio animal estão perfeitamente preservados. Se a sedimentação não tivesse ocorrido logo após a morte do animal (ou talvez até concomitante), o rastro no fundo da laguna teria sido apagado por correntes ou ação biogênica (organismos bentônicos vágies, por exemplo) e o corpo do animal desarticulado.

A análise do tipo de mortandade e do evento deposicional, portanto, pode fornecer importantes evidências sobre as condições ambientais às quais a paleobiota estava sujeita, enriquecendo a reconstituição dos hábitos e habitats de vida do organismo que o paleontólogo está estudando.

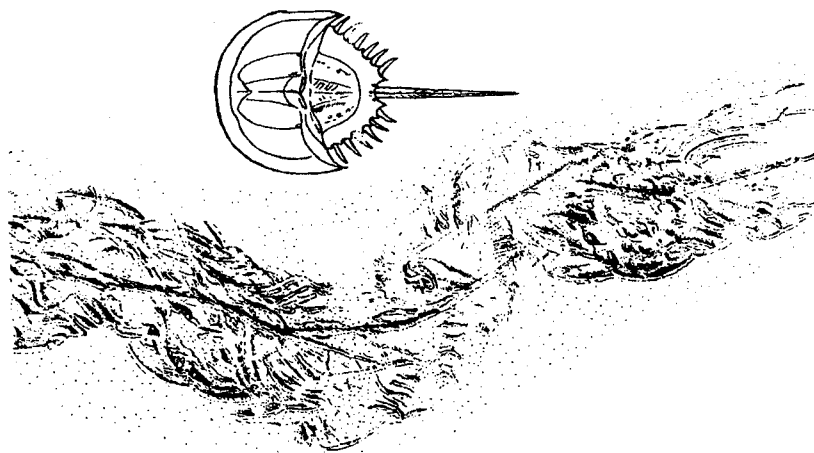


Figura 9 - Rastro de locomoção de *Mesolimulus walchi*, da *fossil-lagerstätte* de Solnhofen. O animal soterrado, ainda vivo, se arrastou por alguns centímetros e sucumbiu (Müller, 1992).

## Necrólise

Por necrólise, o tafônomo entende a decomposição dos tecidos moles de conexão, após a morte de um organismo. Trata-se de processos químicos que têm sua origem tanto nas bactérias exógenas como nas endógenas (= bactéria presentes no corpo do animal, em especial nos intestinos).

Esses processos de decaimento químico causado por bactérias podem ser de dois tipos bastante distintos:

- a) aeróbio (processo ocorre na presença de oxigênio livre);
- b) anaeróbio (processo ocorre na ausência de oxigênio).

Os processos de necrólise são tafonomicamente importantes porque influem decisivamente na história de preservação de um dado organismo. A velocidade de decaimento dos tecidos moles de um organismo determina o tempo que ele permanecerá articulado após a morte. Um molusco bivalve, recém-morto, por exemplo, permanecerá articulado, isto é, com as

duas valvas fechadas, por força dos músculos adutores. Os tecidos destes músculos mantêm a estrutura esquelética (concha) fechada por um certo período tempo (semanas), mesmo após a morte do organismo. Porém, com o passar do tempo, a musculatura necrolisada é enfraquecida a ponto de permitir a abertura das valvas e a conseqüente desarticulação, por um fator exógeno (ação de ondas ou correntes de marés), por exemplo. Nos habitats marinhos bem oxigenados a desarticulação das conchas de bivalves ocorre, freqüentemente, em poucas semanas (Schäfer, 1972).

No caso de necrólise aeróbia, dois fenômenos são importantes, ou seja: a) para os invertebrados que têm concha ou teca, os gases se acumulam na cavidade superior, que geralmente fica livre (= oca) até a diagênese se efetivar, podendo ocorrer cristalização nesses espaços vazios (Müller, 1992); b) para os vertebrados, os gases da necrólise causam diminuição da densidade corporal, permitindo a flutuação das carcaças. Desta forma, carcaças inteiras podem ser levadas para muito longe de seu habitat e constituírem tanatocenoses alóctones ou parautóctones, embora, a primeira vista, o grau de articulação esquelética indique o contrário (Holz e Barberena, 1994) e c) para os vegetais, sob condições subaéreas a decomposição irá ocorrer, de acordo com a seguinte seqüência de decaimento: 1- protoplasma, 2- celulose, 3- lignina, 4- cutícula e 5- esporopolenina.

A necrólise anaeróbia, por sua vez, se processa nos ambientes anóxicos, nos quais os condicionantes geológicos impedem a circulação de oxigênio livre. Ambientes desse tipo ocorrem nos domínios marinhos (talude, assoalho ou plataforma restrita), transicionais (bacias interdistritárias de deltas) e continentais (zonas centrais e mais profundas de ambientes lacustres).

Nesses ambientes, a presença de necrófagos é mínima ou nula, o que favorece a preservação mesmo quando não ocorre soterramento imediato. Do ponto de vista químico, o decaimento anaeróbico é caracterizado por uma série de processos específicos, envolvendo redução de manganês, nitrato, ferro e sulfato, além de metanogênese, redução de carbonato e fermentação (Allison e Briggs, 1991). Nesta condições os vegetais podem ter sua celulose, lignina, cutícula e esporopolenina preservadas.

Em casos especiais, a necrólise anaeróbia é responsável pela preservação de animais de corpo mole, formando *fossil-lagerstätten* mundialmente famosas (Burgess Shale, Canadá; Mazon Creek, Estados Unidos; Solnhofen, Alemanha).

## Desarticulação e transporte

Comumente, a modificação pós-morte dos restos esqueléticos é função de sua susceptibilidade a ação de um conjunto de processos bioestratinômicos e o tempo de exposição a estes processos. O transporte e reorientação, a desarticulação (separação da estrutura esquelética), a fragmentação (quebra dos elementos esqueléticos), a corrosão (combinação de abrasão mecânica e corrosão biogeoquímica dos bioclastos), compõem o conjunto de processos bioestratinômicos que devem ser analisados em uma assembléia fossilífera.

Normalmente, estes processos ocorrem em seqüência, com a reorientação e desarticulação ocorrendo rapidamente após a morte de um organismo, seguindo a fragmentação e corrosão, se os restos esqueléticos sofrerem prolongada exposição na interface água/sedimento (Brett e Baird, 1986) ou ficarem expostos no meio subaéreo (Hill, 1980), como margens de canal de rios e planícies de inundação. A desarticulação, etapa tafonômica que segue a necrólise, depende muito da anatomia básica do organismo em estudo e para cada grupo existem particularidades que devem ser adequadamente consideradas.

### DESARTICULAÇÃO

Após a morte de um animal, a necrólise termina, em um espaço de tempo de dias a semanas, com os tecidos moles (músculos, peles, ligamentos, órgãos) e deixa o esqueleto mineralizado exposto a ação do tempo e dos agentes do ciclo exógeno.

Se o soterramento do organismo morto ocorrer antes da necrólise total dos tecidos moles, o esqueleto será preservado praticamente inteiro e articulado, isto é, com todas ou a maioria de suas juntas naturais intactas (charneiras, apêndices, articulações entre ossos).

Caso contrário, o organismo fica sujeito a processos bióticos e abióticos que iniciam a desarticulação do esqueleto. A análise do grau de desarticulação dos elementos de uma tafocenose é importante porque fornece dados sobre o período de exposição na interface água/sedimento (= período entre a morte e o soterramento final) e sobre a intensidade de transporte sofrido pelos restos esqueléticos.

Como regra geral, a desarticulação inicia pelas articulações mais móveis, que representam as áreas mais frágeis do corpo do organismo. Deste modo, a desarticulação é altamente dependente da anatomia básica do tipo de organismo que se está sendo analisado. Para fins de discussão, dividimos o estudo das seqüências de desarticulação sucintamente, de acordo com três categorias básicas de organismos: invertebrados, vertebrados e plantas.

### *Exemplo 1 - Invertebrados*

Para este grupo de animais muito heterogêneo e complexo não existe uma regra ou ordem de decaimento esquelética, isto é, para cada grupo de invertebrado, a velocidade de desarticulação dos esqueletos é diferente. São fornecidos, a seguir, alguns exemplos para ilustrar o problema. Embora agentes biológicos possam causar desarticulação dos restos esqueléticos, esta feição resulta, normalmente, do *retrabalhamento*, a partir de processos físicos, especialmente do transporte. Tem sido notado que a desarticulação diminui com o decréscimo da energia do meio, tanto que, nos ambientes marinhos de plataforma aberta, a proporção de valvas articuladas de bivalves é maior do que nos habitats de águas rasas (Henderson e Frey, 1986). Já o soterramento rápido, as condições anóxicas e a baixa energia do meio, parecem ser os responsáveis pela ocorrência de restos esqueléticos articulados. Speyer e Brett (1986) e Brett e Seilacher (1991) destacam que espécimes bem articuladas parecem ocorrer preferencialmente nos ambientes caracterizados, frequentemente, por soterramento catastrófico ou por baixas temperaturas e anoxia. Tais condições inibem ou diminuem a ação de organismos necrófagos da infauna ou epifauna e o curto período de tempo entre a morte e o soterramento impede que as valvas se desarticulem.

*Trilobitas*: Esse grupo de artrópodes paleozóicos, extintos, tem duas áreas principais de articulação na sua anatomia básica, que são as junções céfalo/tórax e tórax/pigídio. Devido a essa particular anatomia, os trilobitas se desarticulam nestas áreas, e é comum no registro geológico encontrar-se tafocenoses alóctones de trilobitas, constituídos quase que exclusivamente de céfalos ou de pigídios. Essas partes do corpo do trilobita, por serem de desigual peso e formato, durante o transporte tendem a não se concentrar no mesmo sítio deposicional. Já os tórax são



menos freqüentes no registro devido à sua anatomia: o grande número de segmentos dos três lobos (ráquis e pleuras) facilita a fragmentação durante transporte mais intenso. Como os trilobitas foram animais marinhos, as tafocenoses de elementos desarticulados são em geral encontradas nas fácies de plataforma proximal (Speyer, 1991).

A figura 10, a seguir, mostra um exemplo de tafocenose de elementos desarticulados de trilobitas do ordoviciano de Ontário (Canadá), constituindo uma tafocenose de elementos desarticulados e selecionados, uma vez que apenas os pigídios ficaram preservados no nível amostrado. Esse tipo de preservação indica que ocorreu transporte e seleção das carcaças após a morte, o suficiente para desarticular tórax do pigídio, mas não com intensidade suficiente para fragmentar estes elementos esqueléticos.

A tafocenose ilustrada na figura 10 mostra, portanto, uma situação intermediária entre a fragmentação total, que ocorreria se as carcaças ficassem muito tempo expostas dentro da zona de ação de ondas ou correntes no fundo do mar e a preservação de restos inteiros e articulados, o que ocorre quando existe algum evento instantâneo de soterramento (corrente de turbidez) que pode cobrir o fundo do mar com dezenas de centímetros de lama e areia em questão de poucos minutos ou horas.

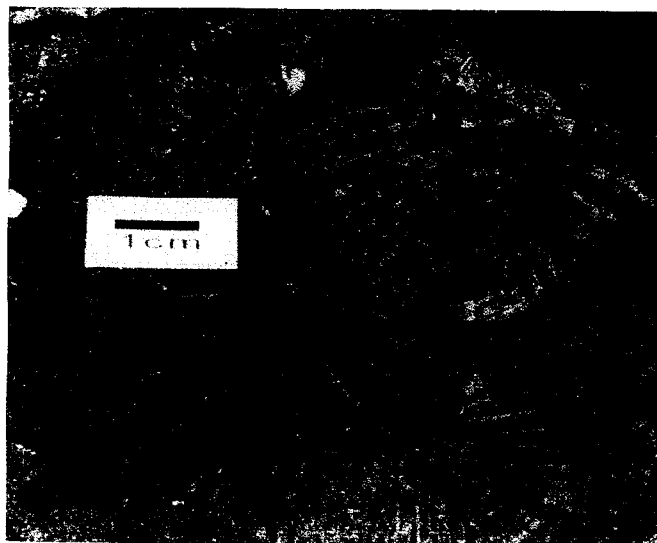


Figura 10  
Trilobitas  
*Pseudogytes*  
*canadensis*,  
do ordoviciano  
de Craigueith,  
Ontário (Canadá).  
Notar  
a desarticulação  
dos espécimes,  
com preservação  
preferencial  
de pigídios  
(material coletado  
por Darcy Closs  
e depositado  
no Museu  
de Paleontologia  
do IG/UFRGS).

*Bivalves (Moluscos)*: Este grupo de animais é caracterizado por duas conchas (= valvas) articuladas pela charneira e presas por um ligamento. Quando os animais estão vivos, os músculos adutores internos ao corpo mantêm as duas valvas fechadas. Após a morte é iniciada a necrólise, as duas valvas tendem a se abrir, ficando unidas apenas pelo ligamento, formando uma situação de articulação particular, chamada de valvas em borboleta (= *butterflied valves*).

A abertura das valvas ocorre poucos dias após a morte do animal e suas valvas articuladas abertas (em borboleta) podem ficar preservadas se ocorrer soterramento dentro desse intervalo de tempo. Torello e Simões (1994) registram essas raras valvas em borboleta para concentrações fossilíferas da Formação Corumbataí (neopermiano) da Bacia do Paraná. Também foram encontrados na Formação Rio Bonito do eopermiano da mesma Bacia (Figura 11).

Tendo em vista que o ligamento que mantém as valvas unidas é menos mineralizado do que a concha ele é muito frágil, sendo rompido em curto espaço de tempo (= semanas), dependendo da energia do ambiente sedimentar. Por isto, é muito freqüente ocorrerem acúmulos de conchas de bivalves desarticulados. As duas valvas separadas durante o transporte ou retrabalhamento tendem a se perder no registro porque, muitas vezes, não são iguais na forma nem na densidade.

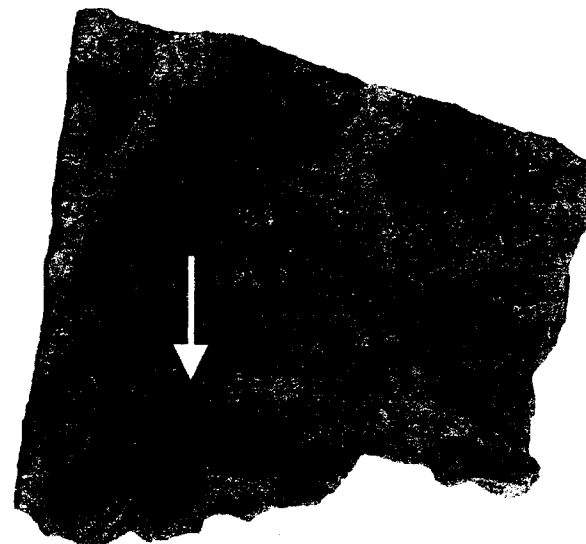


Figura 11  
Bivalve articulado  
aberto (*butterflied*),  
da Formação  
Rio Bonito  
(eopermiano/Bacia  
do Paraná) no Estado  
de Santa Catarina  
(exemplar cedido  
por C.Scherer).

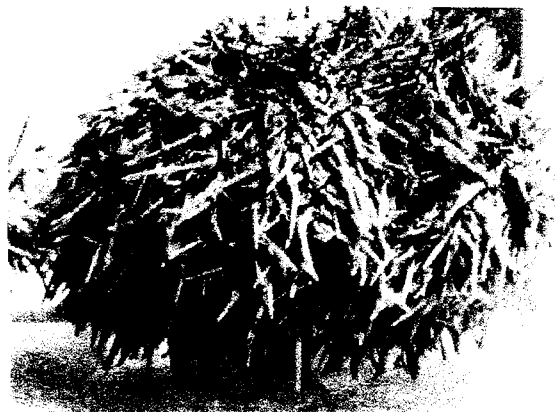


Figura 12 A  
Equinóide  
regular vivente  
(*Strongylocentrotus  
droebachiensis*),  
mostrando testa  
multielemento  
com mais de 50%  
de seus espinhos.



Figura 12 B  
Equinoderma  
fimosomatídeo  
(*Phymosoma koenigi*)  
do neocretáceo  
da Inglaterra, com  
a testa desprovida  
de espinho  
e sem a lanterna  
de Aristóteles.  
Alguns espinhos isolados  
estão preservados  
em associação.

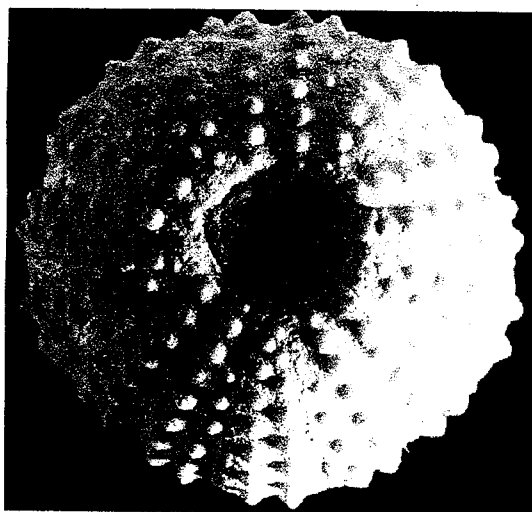


Figura 12 C  
*Rhachiosoma  
riograndensis*,  
equióide  
da Formação Jandaíra  
(cretáceo), mostrando  
a testa sem espinhos  
e outros elementos.  
Fontes: Lima (1989)  
e Kidwell  
e Baumiller (1990).

**Equinodermas:** Este grupo de animais tem uma anatomia peculiar que favorece uma rápida desarticulação. Os equinodermas possuem um exoesqueleto calcário do tipo multielemento (Brett e Baird, 1988), sendo composto por dezenas a centenas de pequenas placas, os chamados ossículos. Uma vez necrolisado o tecido mole que mantém unidos os ossículos, a desarticulação é muito rápida. Schaefer (1972) reporta a desarticulação completa de asteróides recentes cerca de dezessete dias após a morte e Smith (1984) observa intervalo de tempo similar em equinóides. Kidwell e Baumiller (1990), entretanto, observaram que a temperatura da água influencia decisivamente na velocidade de desarticulação de esqueletos multielemento, como os dos equinóides regulares. Os autores verificaram que em condições de águas marinhas quentes (30°C) a decomposição e desarticulação das carapaças ocorre num período de 2 dias, isto é, seis vezes mais rápido do que sob condições de temperatura ambiente (23°C). Submetidas a condições de águas frias (11°C) as carapaças levaram até quatro semanas para iniciar a desarticulação.

Portanto, a preservação de equinodermados articulados é rara e depende de um período extremamente curto entre a morte e o soterramento, pois do contrário, o exoesqueleto altamente segmentado permite apenas a preservação dos elementos fora de sua posição natural. Os ossículos, por sua vez, têm um alto potencial de preservação (Donovan, 1991).

#### Exemplo 2 - Vertebrados

A sequência ou ordem de desarticulação é um fator importante na análise da história tafonômica de um vertebrado, porque fornece subsídios fundamentais para o entendimento dos processos e eventos ocorridos no período pós-morte/pré-soterramento. Nos vertebrados, a sequência de desarticulação é determinada pelo tipo de articulação do elemento ósseo no esqueleto. Sob condições de clima úmido ou em ambiente marinho, a desarticulação inicia com a desconexão do crânio, devido à alta mobilidade da junção atlas-áxis, seguindo a desarticulação das escápulas, dos membros e da coluna vertebral caudal. Por último, há a desarticulação da coluna vertebral dorsal-sacral (Toots, 1965; Dodson, 1973). Estudos atuais em grande escala ajudam a compreensão do fenômeno. Hill (1979), observando dezenas de carcaças deste ungulado na região do Lago

Turkana, África, estabeleceu uma sequência de desarticulação e detalhada e refinada do bovino *Damaliscus korrigum*, mostrado na figura 13. Portanto, a ordem exata de desarticulação dos ossos de um vertebrados não é aleatória ou imprevisível, mas obedece a um esquema determinado principalmente por fatores anatômicos.

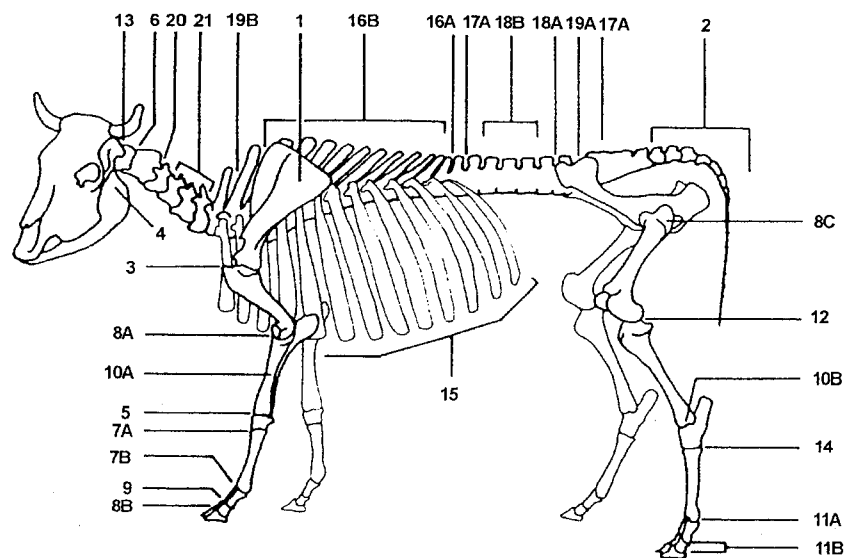


Figura 13 – Exemplo de diagrama de desarticulação: esse tipo de representação mostra a ordem de desarticulação de um esqueleto de vertebrado, no caso, o do bovino *Damaliscus korrigum*. Os números indicam a ordem na qual os ossos desarticulam (Hill, 1979).

Fatores externos, contudo, também influenciam. Em vertebrados terrestres, sob clima árido, por exemplo, essa sequência é prejudicada devido à mumificação (preservação parcial das partes moles por dessecação) das carcaças. Fatores adicionais, como a ação de necrófagos e, no caso de vertebrados terrestres, o pisoteio (= *trampling*), podem contribuir também para a desarticulação esquelética. Os necrófagos tendem a espalhar a carcaça e têm preferência por membros posteriores, em especial os fêmures (Voorhies, 1969). O espalhamento biótico de elementos esqueléticos e a retirada de determinados ossos, deste modo, introduz em um tendenciamento na tafocenose, podendo levar o paleontólogo ao equívoco de interpretar que houve significativo transporte, haja vista o alto grau

de desarticulação dos ossos. Efeito similar tem o já mencionado pisoteio (Hill, 1979; Shipman, 1981). Neste caso, manadas em migração ou fuga literalmente atropelam os esqueletos que estão no caminho, pisoteando, espalhando e fragmentando os ossos, contribuindo significativamente para a desarticulação e o espalhamento de elementos esqueléticos, resultando em uma falsa impressão de transporte (Figura 14).

Um importante trabalho sobre esse assunto foi apresentado por Bown e Kraus (1981), estudando uma área fossilífera do eoceno de Wyoming (Estados Unidos). Os autores constataram a presença de uma grande concentração de ossos isolados e fragmentados. Ao discutir a origem de material tão fragmentário, afirmam que a presença de ossos quebrados, desarticulados e gastos é uma evidência muito forte de que estes elementos ficaram expostos subaereamente por muito tempo, sendo desarticulados e fragmentados por necrófagos, chamando atenção para o fato que desarticulação e fragmentação, não necessariamente, implicam em transporte.

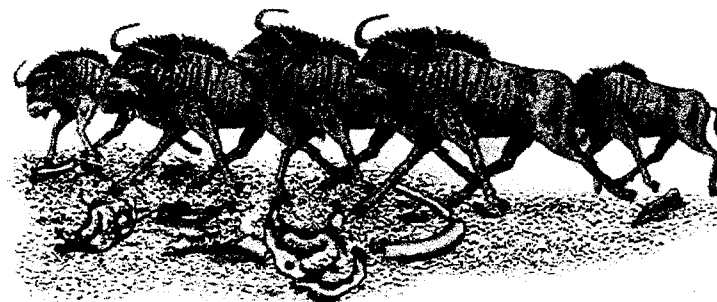


Figura 14 – O fenômeno do pisoteio (= *trampling*) como fator de desarticulação e espalhamento de restos esqueléticos (redesenhado de Shipman, 1981).

Em resumo, portanto, os fatores bióticos podem desarticular e espalhar efetivamente uma carcaça, contribuindo para que uma resultando uma área relativamente extensa fique coberta por ossos de vários tipos. Se esse processo continuar no tempo (*isto é se o ecossistema for mantido por algumas dezenas ou centenas de anos*) e soterramento ocorrer, a tendência é de haver um aumento na concentração de restos esqueléticos espalhados ou formarem-se níveis ricos em elementos fósseis totalmente desar-

ticulados, mas não alóctones (sem transporte significativo). O modo como as tafocenoses de ossos desarticulados alóctones são distinguidas das tafocenoses autóctones será discutido mais adiante (Transporte).

### Exemplo 3- Plantas vasculares

Uma feição conspícua do registro paleobotânico é a de que, normalmente, os diferentes órgãos que compõem as plantas vasculares ocorrem desconectados, dificultando a reconstrução do organismo completo. Somente em casos excepcionais os órgãos conectados (troncos e raízes) podem ser preservados, especialmente se houver soterramento rápido, *in situ*, de vegetais ainda vivos, como as ocorrências de lepidodendrales do Carbonífero da Inglaterra (Chaloner e Mac Donald, 1980). No entanto, mesmo nestas condições dificilmente as folhas serão encontradas em conexão orgânica com os troncos (Scott e Collinson, 1983; Chaloner e Mac Donald, 1980). As folhas, no entanto, constituem grande parte do documentário paleobotânico das plantas vasculares e, devido à sua importância paleoclimática e abundância, suas características tafonômicas têm recebido grande atenção (Spicer, 1991).

Os órgãos dos vegetais superiores freqüentemente são separados antes do processo de fossilização. Neste contexto, o chamado *leaf-fall* (= queda de folhas) é um fenômeno muito importante. O processo de absição está relacionado a vários fatores, como condições climáticas e hídricas. Normalmente, as plantas perenes perdem suas folhas velhas em períodos bem definidos do ano, como a primavera. Já para as plantas descíduas, o outono é o principal período de absição.

## TRANSPORTE

Os organismos mortos, se não soterrados dentro de um curto intervalo de tempo após a morte, tendem a ser desarticulados por completo e seus elementos esqueléticos ficam sujeitos ao retrabalhamento pela água, no chamado ciclo exógeno. O mesmo agente que transporta as partículas sedimentares poderá transportar também os restos orgânicos.

Os sedimentos têm origem na chamada *área-fonte*, geralmente áreas elevadas, sujeitas a intenso regime de intemperismo e erosão, como nas cadeias de montanhas. Com o transporte e o crescente distanciamento da

área-fonte, as partículas sedimentares preservadas nos respectivos sítios deposicionais são cada vez menores e mais arredondadas. Assim, o depósito no sopé de uma montanha, isto é, próximo à área-fonte é geralmente constituído de sedimento grosso, com muitos seixos e blocos. Um rio na planície apresenta depósitos arenosos, o delta apresentará predominantemente areias finas, enquanto no fundo marinho encontram-se predominantemente silte e argilas. Assim, cada depósito tem sua característica textural de acordo com a intensidade de transporte sofrido que, por sua vez, é proporcional ao distanciamento em relação à área-fonte (Figura 15).

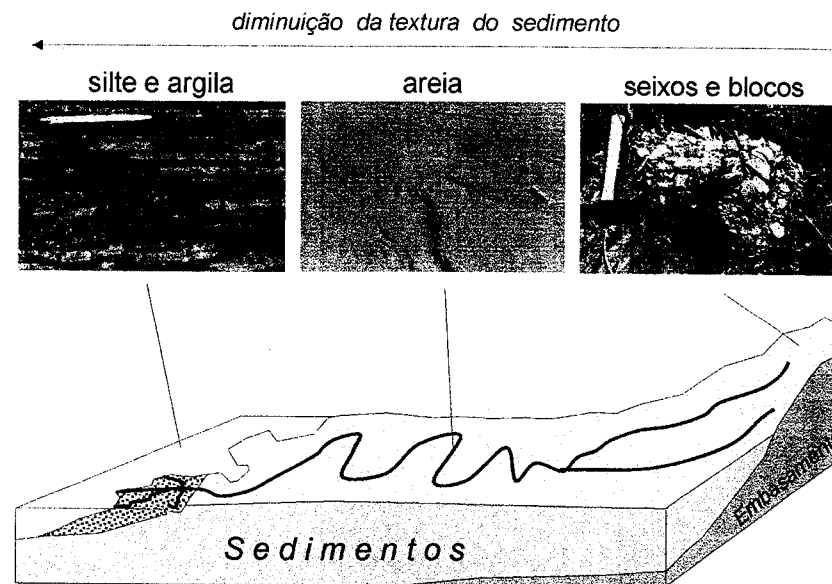


Figura 15 – Bloco diagrama mostrando de maneira simplificada o padrão textural dos depósitos sedimentares em relação ao distanciamento da área-fonte.

O mesmo raciocínio pode ser aplicado aos restos esqueléticos, eles devem ser analisados como partículas sedimentares, no ciclo exógeno (Seilacher, 1973). A área-fonte, nesse caso, é o esqueleto em desarticulação, no sítio de morte do organismo. Com o crescente distanciamento em relação a esse sítio, os elementos esqueléticos tendem a diminuir e apresentar claros sinais de abrasão e fragmentação, enquanto os elementos esqueléticos próximos da “área-fonte” são maiores e mais completos.

O formato e o peso de cada elemento naturalmente deve ser levado em consideração. Assim, uma concha de um indivíduo adulto de *Pecten* (= “concha da *Shell*”) equivale-se hidraulicamente a uma partícula tamanho seixo. Já uma vértebra, de mesmo tamanho, equivale-se a um grão de areia grossa, por causa de sua baixa densidade. Existem estudos sobre a chamada *equivalência hidráulica* que devem ser consultados para a perfeita elucidação do problema.

A figura 16, por exemplo, mostra a equivalência entre um grão de quartzo e elementos esqueléticos de vertebrados.

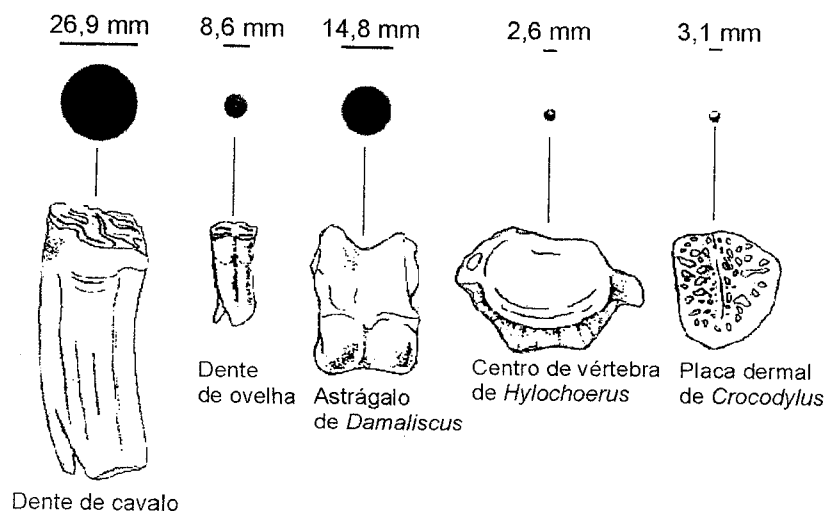


Figura 16 – Equivalência hidráulica entre quartzo e elementos esqueléticos de vertebrados (modificado de Behrensmayer, 1975).

Essa propriedade, a baixa densidade relativa dos ossos de animais recém-mortos, não deve ser esquecida no período de análise das condições de energia de fluxo que originou determinado depósito sedimentar. Os elementos ósseos vão ser sempre muito maiores do que as partículas sedimentares, e, devido à sua baixa densidade, podem ser transportados por grandes distâncias. Na fotografia da figura 17, por exemplo, o fragmento maior é de um osso, mais que quatro vezes maior do que os fragmentos argilosos (intraclastos); demonstrando assim, o princípio da equivalência hidráulica, conforme já discutido.

O tafônomo deve lembrar também que uma outra característica dos depósitos sedimentares registra importantes evidências sobre as condições hidráulicas e de energia do agente responsável pela sua formação: as estruturas sedimentares sindeposicionais. Essas estruturas são geradas ou “impressas” nas camadas sedimentares por ocasião da deposição dos clastos, transportados pelos três agentes geológicos do ciclo exógeno, isto é, o gelo, o vento e a água. Os dois primeiros são de menor importância para o estudo tafonômico, porque a movimentação e deposição de material sedimentar por geleiras e pelo vento, embora abundantes e importantes no registro geológico, não costumam formar ocorrências fossilíferas. Desta forma, pode-se simplificar a questão e afirmar que o agente fundamental envolvido na formação de tafocenoses alóctones é a água, no ciclo exógeno.

A água se move basicamente sob dois regimes bem distintos: a) o de fluxos unidirecionais (canais de rios) e b) fluxos oscilatórios (on-

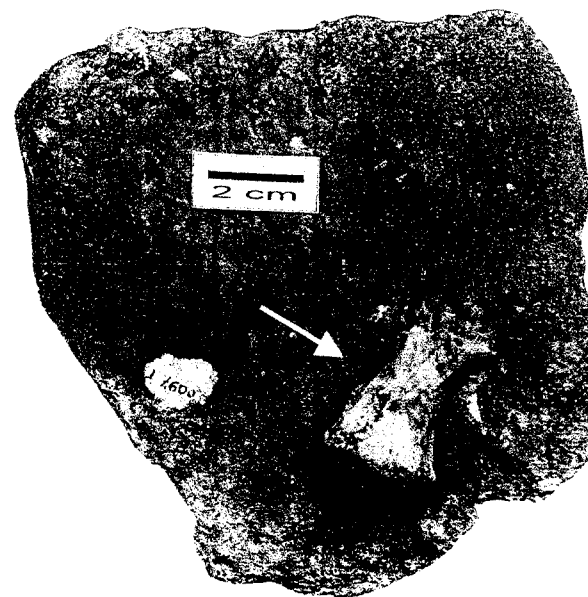


Figura 17  
Fragmento de osso (flecha) em matriz composta por intraclastos pelíticos e areia grossa, demonstrando o princípio da equivalência hidráulica (coleção do Setor de paleovertebrados do IG/UFRGS).

das), ou ainda sob uma combinação dos dois tipos. Devido a suas características hidráulicas, os dois produzem estruturas sedimentares bem diferentes no registro sedimentar. Os fluxos unidirecionais são, normalmente, reconhecidos pelas estratificações cruzadas tabulares e festonadas (Figura 18 A e B), enquanto que os fluxos oscilatórios resultam em estratificações onduladas simetricamente, incluindo-se nesta categoria as estratificações *wavy* e as *hummocky cross stratifications* (Figura 19A, B).

Uma descrição do aspecto textural e das estratificações da rocha encaixante dos restos fossilíferos, portanto, é de vital importância para que o tafônomo possa interpretar com segurança os processos envolvidos na gênese da tafocenose em estudo.

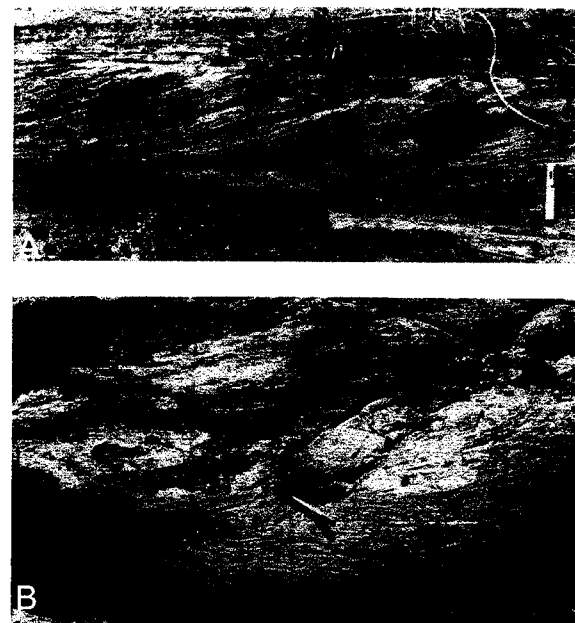
#### *Exemplo 1 - Aspectos de transporte em invertebrados*

O transporte seletivo de carapaças de invertebrados dependerá do tamanho, forma e densidade do esqueleto e da energia do agente transportador. Transporte acentuado (dezenas de metros/quilômetros) de conchas está associado aos eventos de alta energia (tempestades), quando os animais bentônicos da infauna, de ambientes de águas rasas são exumados e transportados por correntes de tempestades e, posteriormente, redepositados em ambientes plataformais.

Fósseis distribuídos concordantemente em relação ao plano de acamamento indicam a ocorrência de eventos de redeposição, onde os fragmentos bioclásticos ou as conchas não foram colocados em suspensão. A rotação de bioclastos durante o processo de compactação da rocha pode, entretanto, gerar padrão semelhante.

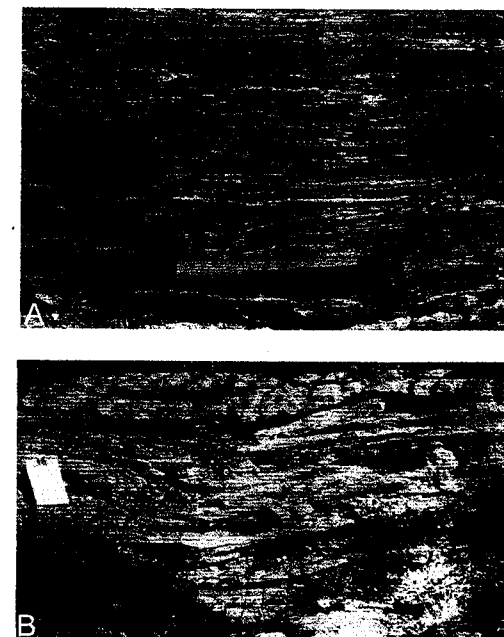
A completa exumação de organismos da infauna, os quais, em vida, estão dispostos verticalmente no substrato (bivalves escavadores) por correntes tracionais de fundo (Emig, 1986), pode originar uma biofábrica com os restos esqueléticos dispostos concordantemente, em relação ao plano de acamamento. Do mesmo modo, o soterramento *in situ* de animais da epifauna bissada (= que vivem com o plano de simetria disposto horizontalmente, em relação ao substrato) (Stanley, 1970), produz biofábrica semelhante (figura 36 no quarto capítulo).

Por sua vez, biofábricas compostas por bioclastos dispostos concordantemente ao plano de acamamento, porém com a convexidade voltada



**Figura 18**  
Exemplos ilustrativos das estruturas sin-sedimentares básicas para diferenciar o tipo de fluxo atuante na formação de uma tafocenose: no caso de fluxos unidirecionais (correntes) podem-se formar (A) estratificação cruzada planar e (B) estratificação cruzada festonada.

**Figura 19**  
Exemplos ilustrativos das estruturas sin-sedimentares básicas para diferenciar o tipo de fluxo atuante na formação de uma tafocenose: no caso de fluxos oscilatórios (ondas) podem-se formar (A) estratificação do tipo *wavy* e (B) estratificação do tipo *hummocky*.



para cima, refletem redeposição dos restos esqueléticos por correntes tracionais de fundo ou, também, a posição de vida (preservação *in situ*) de invertebrados marinhos (Kidwell e Bosence, 1991). Por outro lado, a ocorrência de bioclastos dispostos concordantemente ao plano de acamamento, com a convexidade voltada para baixo, pode estar associada à migração de marcas onduladas, que reorienta as conchas, permitindo sua deposição em posição hidrodinamicamente instável (Clifton e Boggs, 1970). A posição das conchas, portanto, fornece importante evidência sobre as condições de fluxo na interface água/sedimento (Figura 20).

Agentes biológicos, como a intensa atividade de invertebrados na interface água/sedimento ou dentro do substrato, bioturbando os sedimentos (Kidwell e Bosence, 1991), podem dar origem, também, a acúmulos de valvas com a convexidade predominantemente voltada para baixo.

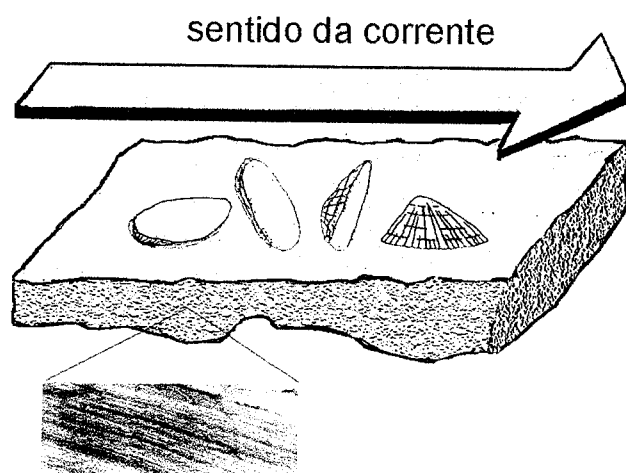


Figura 20  
Posição de estabilidade alcançada por uma concha sob ação de correntes de fundo (redesenhado de Ziegler, 1985).

Normalmente, as biofábricas caracterizadas por bioclastos dispostos *perpendicularmente*, em relação ao plano de acamamento, são originadas pela atuação de correntes e ondas oscilatórias sobre locais com grande acúmulo de conchas (Kidwell e Bosence, 1991). Porém, esse tipo de biofábrica pode resultar da preservação *in situ* de invertebrados marinhos solitários (bivalves escavadores) ou gregários (bivalves da epifauna bissada) (Fürsich, 1980; Anelli e colaboradores, 1998).

## Exemplo 2 - Aspectos de transporte em vertebrados

Para transporte seletivo de restos ósseos em sistemas continentais, dominados por fluxos unidirecionais (tipo canal de rio), estudos específicos apontam resposta dos elementos ósseos frente aos diferentes regimes hidráulicos (Voorhies, 1969; Dodson, 1973). Por exemplo, esternos e vértebras sacras, mais porosas, tendem a boiar antes de afundar na água, sendo, portanto, facilmente transportadas. O mesmo vale para ossos pequenos como falanges ou tarcais/carpais. Já os ossos longos (fêmures, humeros) não flutuam, mas podem ser transportados num processo análogo à saltação, enquanto que mandíbulas e crânios se comportam como depósitos de fundo ou residuais, com tendência de ficarem soterrados após pouco ou nenhum transporte. Três grupos de transportabilidade para restos de vertebrados, em ambiente de canal (Voorhies, 1969), são reconhecidos:

Grupo I- reúne todos os elementos quase que imediatamente removidos da carcaça por uma corrente aquosa (tarsais, carpais, falanges), formando acúmulos altamente selecionados;

Grupo II- engloba os elementos removidos gradualmente por rolamento e saltação;

Grupo III- inclui os elementos pesados e pouco transportados, como crânios e mandíbulas.

A análise dos assim denominados *Grupos de Voorhies*, portanto, é de fundamental importância para elucidar a questão do transporte seletivo. Ossos do Grupo I englobam elementos muito transportados e, muitas vezes, alóctones, a tal ponto que a tafocenose não permite deduções sobre o hábitat dos animais, já que a fácies sedimentar associada pode ser muito diferente daquela que seria gerada pelo ambiente originalmente, habitado pelos vertebrados em questão. O Grupo II constitui-se de elementos esqueléticos com algum grau de aloctonia, enquanto que os do Grupo III podem ser considerados depósitos residuais, implicando em reduzido grau de transporte. Portanto, para elucidar se uma tafocenose foi efetivamente formada por ação de transporte seletivo, o tafônomo deve analisar sua amostra sob essa óptica, tentando separar os *Grupos de Voorhies*. Naquelas tafocenoses de elementos desarticulados por carnívoros e necrófagos ou outros processos biogênicos, a separação em grupos de transporte não será visualizada, porque a tafocenose apresentará uma mistura de elementos de comportamento hidráulico distinto.

Portanto, um alto grau de desarticulação e fragmentação apenas indicará transporte se há evidências da ocorrência de componentes esqueléticos selecionados, permitindo o estabelecimento de *Grupos de Voorhies*.

Caso isso não ocorra, o tafônomo deve ter em mente que a desarticulação e principalmente a fragmentação podem ocorrer em diferentes estágios durante a fase bioestratinômica e diagenética de elementos ósseos, sem necessariamente terem sido transportados. Martill (1991) agrupa esses fatores em três categorias:

Dano nos ossos causado por processo patológico e traumático, ocorrido ainda em vida (incluindo doenças e fraturas naturais).

Dano causado ao osso após a morte do indivíduo, devido à predação, necrofagia, *trampling* ou ação de roedores (existem relatos de porco-espinho roendo ossos para manter seus dentes no comprimento correto. Os animais não consomem a carcaça e não se alimentam do esqueleto, mas contribuem significativamente para o desgaste/abrasão de elementos esqueléticos. Através de um certo intervalo de tempo, um acúmulo de ossos utilizados pelos porcos-espinhos teria o aspecto de uma tanatocenose aparentemente muito transportada, haja vista sua composição por ossos fragmentados e desgastados.

Dano causado na fase pós-soterramento: durante a compactação e cimentação do sedimento matriz, o osso pode sofrer quebra e dissolução (isto é, apresenta uma superfície gasta e corroída que, em uma primeira análise, pode ser confundida com abrasão física causada por transporte).

Contudo, além dos fatores já listados, a fragmentação e o desgaste superficial dos ossos podem ser causados também por transporte, de modo que se deve ter muito cuidado ao interpretar uma tanatocenose cujos elementos ósseos estão apreciavelmente desarticulados, fragmentados e desgastados. Alguma evidência de seleção hidráulica deve ser encontrada antes de declarar a tanatocenose como alóctone ou para-alóctone.

A figura 21 mostra uma tafocenose de restos hidraulicamente selecionados, característicos do *Grupo I de Voorhies*. Trata-se de fragmentos de costelas, ossos carpais/tarsais e de vértebras caudais, provavelmente de dicinodontes, da sucessão mesotriásica do Rio Grande do Sul. Chama atenção que todos os ossos são pequenos (no máximo 7cm), o que deixa claro que houve seleção hidráulica.

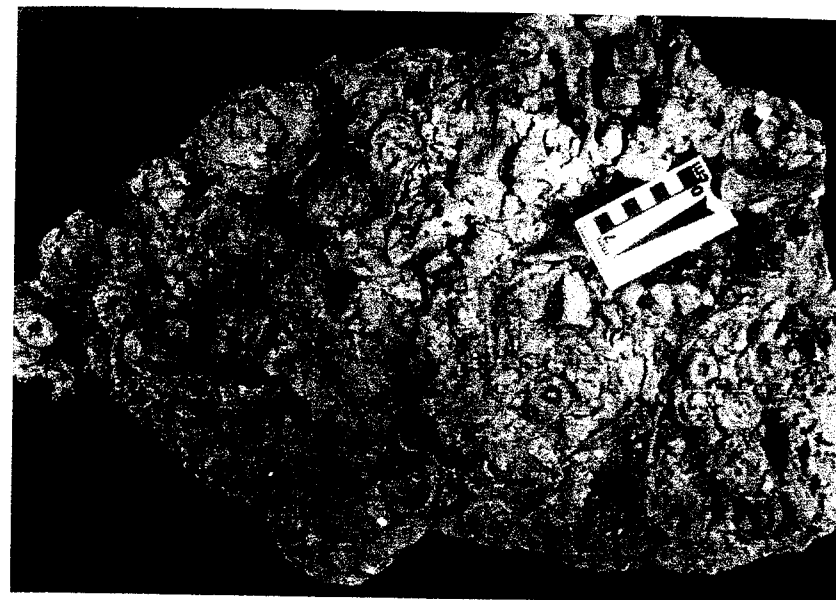


Figura 21 – Tafocenose do Grupo I de Voorhies: ossos de dicinodonte com claros sinais de seleção hidráulica (Holz e Barberena, 1994).

Uma possibilidade de preservação de esqueletos completos, tanto em sistemas deposicionais continentais como marinhos, envolve transporte de carcaças inteiras. A produção de gases intestinais durante a necrólise causa um inchaço e uma conseqüente diminuição na densidade das carcaças, podendo levá-las pelos rios ou pelas correntes litorâneas. Observações atualistas e interpretações de registros fossilíferos permitem visualizar transporte por flutuação, por períodos de dias e até semanas, envolvendo dezenas a centenas de quilômetros de deslocamento (Schäfer, 1962; Königswald, 1980; Woods e colaboradores, 1988). Com o avanço dos processos de necrólise, os tecidos se rompem, havendo escape de gases. Neste momento, as carcaças afundam, sendo soterradas pela sedimentação e formando as chamadas carcaças d'água (as *Wasserleichen* de Weigelt, 1927). O registro paleontológico mostrará carcaças inteiras, relativamente completas e articuladas, preservadas de maneira caótica, com entrelaçamento de membro, torções cervicais, refletindo a maneira aleatória como a carcaça afundou ou encalhou, podendo ainda serem reorientadas e "acomodadas" no fundo, antes de se-



rem cobertas pela sedimentação, aspecto observado, por exemplo, nos esqueletos de dicinodontes e rincossauros da paleoherpetofauna triásica do Sul do Brasil (Holz e Barberena, 1994). A figura 22 mostra um exemplo deste tipo de ocorrência.

*Exemplo 3 - Aspectos de transporte em plantas vasculares*

Após o período de queda das folhas (= *leaf-fall*), comentado anteriormente, essas poderão acumular-se sobre o substrato de uma floresta e constituir a liteira, onde serão destruídas por vários agentes, incluindo fungos, bactérias e invertebrados. Entretanto, quanto menor for o tempo de permanência das folhas na liteira, maior será a probabilidade de sua preservação.

O problema do transporte dos restos vegetais é problema complexo, tendo sido abordado por Spicer (1980, 1981, 1991) e Ferguson (1985), dentre outros. Em síntese, o transporte eólico dos órgãos vegetais (folhas) pode ser influenciado pelos seguintes fatores: a) peso das folhas, especialmente o peso por unidade de folha, b) tamanho das folhas, c) forma das folhas, d) clima (direção, força, frequência dos ventos), e) umidade das folhas, f) presença de vegetação aberta ou fechada.

As folhas desidratadas podem sofrer acentuado transporte, em parte, em função da diminuição de peso. Comumente, o transporte eólico não causa danos às folhas, podendo haver “fragmentação” de folhas grandes, já desidratadas (Ferguson, 1985).

É importante observar, contudo, que não apenas o vento atua como agente de transporte de restos vegetais. Em alguns casos vegetais podem ter acesso ao meio aquoso através do desmoronamento dos barrancos de rios e lagos (Ferguson, 1985). Já no meio aquoso, o transporte dependerá da energia do meio e da flutuabilidade dos diferentes órgãos vegetais.

De acordo com Spicer (1981), as folhas podem flutuar durante dois a três dias, sendo que as de textura fina são eliminadas durante o transporte, há apenas alguns quilômetros de sua área-fonte (Rich, 1989). Porém, são bem conhecidas as ocorrências de folhas e troncos em ambiente marinho, a longas distâncias dos locais originalmente ocupados por estes vegetais. Embora o transporte a longas distâncias seja mais freqüente nos grandes corpos d'água (Spicer e Wolfe, 1987), mesmo sob condições de águas calmas ele pode ser acentuado.



Figura 22 – Em cima, esqueleto de dicinodonte articulado, em posição dorsal e dobrado de modo que cauda e crânio quase se tocam. Os membros estão retorcidos e dobrados. Em baixo: esqueleto de dicinodonte com os membros torcidos e entrelaçados, e o crânio fora de sua posição natural. Ambos os esqueletos apresentam o típico modo tafonômico de preservação de carcaças d'água.

## EFEITOS DO TRANSPORTE E DE OUTROS PROCESSOS BIOESTRATINÔMICOS

Uma maneira segura de avaliar o grau de transporte em peças isoladas ou tafocenoses onde a escassez de elementos esqueléticos não permite uma análise segura (*Grupos de Voorhies*) é atentar-se para as feições de fragmentação e desgaste exibidos pelos elementos fósseis, sejam de vertebrados ou invertebrados.

A *fragmentação* pode ter origem hidráulica ou biogênica. Ondas e correntes atuando sobre substratos duros (areia, cascalho) são os agentes mais efetivos na fragmentação das carapaças de organismos marinhos. Por outro lado, em condições de correntes turbulentas, conchas pequenas e finas podem ser literalmente colocadas em suspensão, sendo transportadas “flutuando” acima do substrato. Conseqüentemente, o grau de fragmentação exibido por essas conchas é menor do que o apresentado pelas conchas maiores e pesadas, as quais são transportadas junto ao substrato, sofrendo atrito com o fundo e com outros bioclastos. Nesses casos, as conchas podem exibir desgaste da ornamentação ou de outras feições morfológicas proeminentes, tais como umbo e carena, no caso de conchas de moluscos bivalves.

Ossos e dentes são, a princípio, resistentes à fragmentação, porque um osso é um elemento com certa elasticidade, devido à sua estrutura interna (canais, osso esponjoso), capaz de absorver um certo grau de impacto.

Assim, os restos de vertebrados resistem melhor frente aos agentes de abrasão, a não ser quando pré-fossilizados. Ossos de animais recém-mortos são, em sua maioria, elementos pouco densos, passíveis de flutuar, apresentando, como já dito, certa elasticidade. Quando pré-fossilizados (durante a fase eo-diagenética em um horizonte de solo, por exemplo) e retrabalhados por eventos posteriores de erosão e transporte, os ossos já perderam sua elasticidade original e aumentaram sua densidade, vindo a sofrer maior desgaste e fragmentação (Reif, 1971; Behrensmeyer, 1975). Isso é um aspecto importante a ser analisado pelo tafônomo. O osso de um animal recém-morto quebra só sob grande tensão, e produz superfícies irregulares de fraturamento (Figura 23). Piseio pode levar a fraturamento deste tipo. Em outras palavras, um osso recente é bastante resistente e não quebra facilmente. Quando quebra, o faz segundo o padrão irregular mostrado na figura mencionada.



*Figura 23*  
Aspecto irregular e pontiagudo de superfícies de fraturamento em ossos recentes. Esse tipo de fratura ocorre devido à relativa elasticidade do material ósseo de indivíduos recém-mortos (Reif, 1971).

Já ossos fósseis ou pré-fossilizados, que são aqueles já soterrados e sujeitos aos fluidos nos horizontes de solo e posteriormente remobilizados, não exibem essa elasticidade por que a estrutura interna foi tomada por substâncias minerais e, nesse caso, quando ocorrer a fragmentação, esta vai resultar em superfícies planas (Figura 24).

Por outro lado, às vezes, os sinais de transporte e retrabalhamento são muito claros e eloqüentes. Ossos apresentam sinais evidentes de fragmentação nos casos de acúmulos altamente transportados, retrabalhados e concentrados ao longo de um grande período de tempo. Um exemplo deste tipo de concentração fossilífera é o registro de mesossaurídeos nos sedimentos da Formação Irati (permiano) da Bacia do Paraná, que, em muitos níveis, apresentam-se na forma de acúmulos de ossos desarticulados e fragmentados (Figura 24), produto da ação de ondas sobre as carcaças de animais mortos, durante eventos de grandes tempestades (Soares e Araújo-Barberena, 1997). Eventos subseqüentes exumavam o material soterrado no fundo do mar e retrabalhavam os ossos. Quando finalmente soterrados, os restos estavam altamente fragmentados.

Restos de vegetais podem também apresentar fragmentação. Quando submetidas a condições de águas turbulentas, por minutos ou horas,

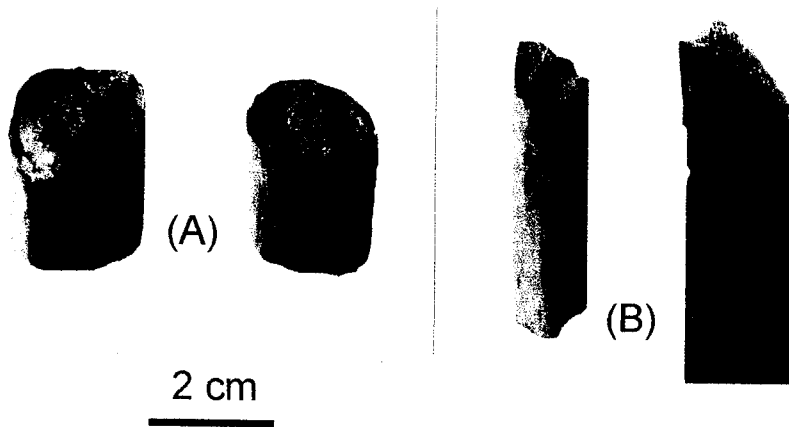


Figura 24 – Superfícies de fraturamento em material fóssil (A) e subfóssil ou pré-fossilizado (B). O processo de permineralização induz à perda da elasticidade, de modo que as fraturas sofridas por material fóssil tendem a ter superfícies mais lisas e uniformes (Reif, 1971).

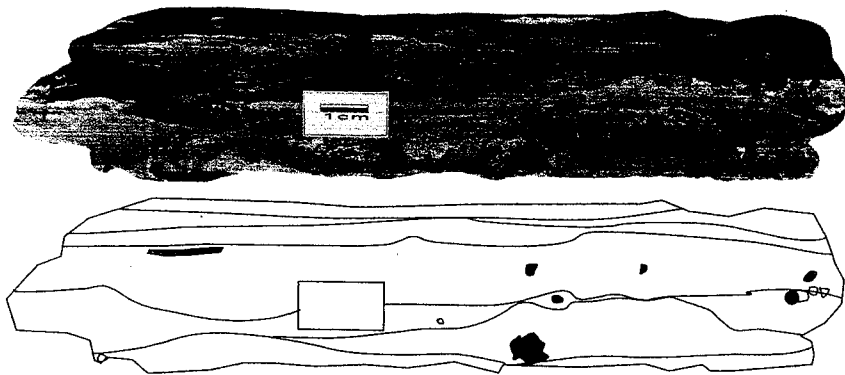


Figura 25 - Arenito com estratificação do tipo *hummocky*, com restos desarticulados e fragmentados de mesossaurídeos nos planos de acamadamento.

as folhas são fragmentadas, dando origem a pedaços angulosos (Spicer, 1981; Ferguson, 1985). Em um primeiro instante, haveria presença de fragmentos grandes e pequenos, estes últimos seriam os dominantes, porém, com a continuidade do processo estes seriam eliminados (Ferguson, 1985). Entretanto, o grau de fragmentação irá variar segundo o grau de decomposição prévio das folhas, antes de serem expostas aos agentes transportadores. Por outro lado, as estruturas reprodutivas, como as sementes e os grãos de pólen e esporos são mais resistentes ao transporte.

A *abrasão*, a *bioerosão* e a *dissolução* ocorrem, primeiramente, nos restos esqueléticos que permanecem expostos na interface água/sedimento, por prolongados períodos de tempo. Esses processos, contudo, não atuam com a mesma intensidade em todos os ambientes aquáticos. Em condições de águas muito rasas, agitadas, abrasão mecânica é o principal agente de desgaste dos restos esqueléticos (Brett e Baird, 1986). Adicionalmente, experimentos em laboratório demonstraram que areia grossa, mal selecionada, é um importante agente abrasivo, desgastando e destruindo conchas de bivalves em poucas horas (Driscoll e Weltin, 1973). Por outro lado, o processo de abrasão não atua tão intensamente nos ambientes de águas mais profundas, de fundo argiloso, onde a bioerosão e dissolução são os principais agentes de destruição dos bioclastos (Driscoll, 1970; Driscoll e Weltin, 1973). Geralmente, o desgaste de feições anatômicas proeminentes do esqueleto de invertebrados (umbo, carena, ornamentação, da concha de bivalves e braquiópodes) são bons indicadores de abrasão. Normalmente, o grau de arredondamento e desgaste das superfícies de fratura das carapaças de invertebrados marinhos fornece importante evidência sobre o grau de retrabalhamento do elemento esquelético, após a fratura.

A *dissolução* dos restos esqueléticos pode estar associada à atividade das águas intersticiais, de organismos, no caso de bioerosão por organismos perfuradores ou das águas subterrâneas e superficiais, em relação ao intemperismo. Sob condições de águas não saturadas em carbonatos ou de pH baixo os restos esqueléticos carbonáticos tendem a se dissolver (Brett e Baird, 1986; Speyer e Brett, 1988). A figura 26 mostra um exemplo.

O termo *corrosão* é empregado para as feições de desgaste originadas conjuntamente pelos processos de abrasão, bioerosão ou dissolução. Na prática, o grau de corrosão apresentado pelos restos esqueléticos está diretamente relacionado com o tempo de exposição na interface água/sedimento. Brett e Baird (1986) ilustraram, por exem-

plo, corais rugosa exibindo corrosão diferencial entre a porção superior e inferior do coralito. Normalmente, a porção superior do coralito apresenta-se intensamente corroída, em decorrência de sua exposição na interface água/sedimento. Bivalves, gastrópodes ou braquiópodes com conchas exibindo corrosão ao longo de toda superfície são indicativos de prolongada exposição no fundo, porém, com freqüente retrabalhamento, expondo toda a superfície das conchas aos processos de desgaste físico, químico e biológico. Bioclastos intensamente bioerodidos ou incrustados indicam, também, prolongada exposição na interface água/sedimento, especialmente nos casos onde é possível a identificação de múltiplos episódios de incrustação, possibilitando o reconhecimento de sucessões ecológicas nas comunidades de organismos incrustantes, em substrato duro.

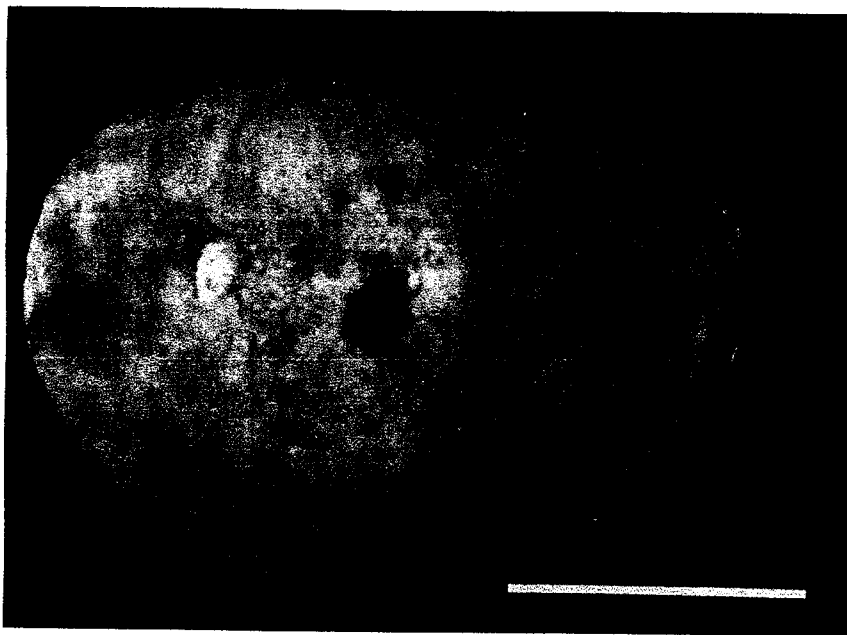


Figura 26 – Valva esquerda de *Cowperesia anceps* da Formação Corumbataí (permiano), do Estado de São Paulo, exibindo nítido sinal de predação (parasitismo). Trata-se de um raro exemplar, já que esse tipo de estrutura não é comum em bivalves permianos (veja Kowalewski e colaboradores, 2000). Observe ainda como a superfície externa da concha está desgastada. Escala gráfica (5mm).

## DISPERSÃO AREAL CAUSADA POR TRANSPORTE

Pesquisas recentes com invertebrados marinhos e restos de vertebrados, em sistemas terrestres, têm demonstrado que o transporte dos restos orgânicos, após a morte, não ultrapassa a área de distribuição original da população produtora dos bioclastos. Conforme destacam Kidwell e Flessa (1996), significativo transporte para fora da área que constitui o hábitat original de uma espécie parece estar limitado a determinados ambientes (talude continental), os quais podem ser reconhecidos por critérios geológicos independentes (depósitos de turbiditos), e a determinados grupos de organismos. Restos esqueléticos de organismos de águas rasas, preservados em turbiditos marinhos poderiam constituir um exemplo, do problema já mencionado.

A maioria dos dados disponíveis, de momento, indica que, para certos grupos de animais bentônicos (moluscos marinhos e dulcícolas, caranguejos, equinóides), cerca de 80-95% dos indivíduos que são encontrados mortos pertencem a espécies que vivem no hábitat onde os restos esqueléticos foram encontrados (Kidwell e Flessa, 1996). Adicionalmente, os restos orgânicos exóticos provêm de hábitats adjacentes àqueles onde eles foram coletados.

Dentre os invertebrados marinhos, talvez o melhor exemplo de transporte a longas distâncias seja fornecido pelos cefalópodes, os quais podem apresentar uma deriva necroplancônica da ordem de  $10^2$ - $10^3$  km, para fora da sua área de distribuição em vida (Sauders e Spinosa, 1979). As conchas pequenas e finas de moluscos da epifauna ou da infauna rasa, também podem ser transportadas facilmente para fora de seu hábitat, particularmente durante eventos de tempestades.

Os dados disponíveis para as acumulações esqueléticas de vertebrados terrestres, geradas em sistemas continentais, apontam para resultados semelhantes aos verificados nas acumulações geradas em ambientes marinhos, a despeito da presença de predadores e necrófagos. O transporte causado por esses organismos não excede a área de distribuição da presa, em vida, especialmente às de grande porte (Lyman, 1994; Kidwell e Flessa, 1996), e diminui expoencialmente com a distância em relação ao esqueleto (Hill, 1979).

Por outro lado, as concentrações formadas por restos vegetais apresentam um padrão muito variado (Kidwell e Flessa, 1996). Nas

florestas densas, os restos vegetais formados por folhas, frutos, sementes e flores, caem geralmente ao redor da planta, permitindo reconstruções detalhadas da paleoflora. Restos macroflorísticos pesados apresentam transporte reduzido por vento, podendo, entretanto, apresentar acentuado transporte por água. Nestes casos, os restos de vegetais presentes nas proximidades dos corpos d'água, obviamente, apresentam maior potencial para o transporte por este agente.

A questão da dispersão areal dos restos vegetais é muito complexa. Segundo Spicer e Wolfe (1987), dois órgãos distintos de uma mesma espécie, que exibem índice de flutuabilidade semelhantes possuem probabilidade acima de 70% de estarem presentes em um mesmo depósito sedimentar.

Um dos trabalhos mais detalhados e tafonomicamente interessantes, no contexto da discussão da dispersão areal dos restos vegetais, é o de Rich (1989), que trata da presença de vegetais em sedimentos holocênicos, depositados em ambiente lacustre. Algumas das suas principais observações são sintetizadas, a seguir: a) cerca de 50% ou menos das espécies existentes ao redor de lagos estão presentes nos sedimentos, b) arbustos, epífitas, folhas maiores e sementes são sub-representados e c) diferentes camadas de folhas presentes numa sequência vertical, podem derivar de comunidades vegetais distintas.

Um caso especial é o da preservação de palinóforos, em particular das formas anemófilas. Grãos de pólen são levados a grandes distâncias e se preservam, preferencialmente, em ambientes distais em relação à zona ocupada pela flora. Já os esporos, sem adaptações morfológicas para serem levados pelo vento, são dispersados pela ação das águas de córregos e rios e se preservam em sítios deposicionais mais proximais, geralmente fácies lacustrinas ou fluviais, onde se misturam aos polens pouco transportados. Já os polens de grande potencial de dispersão são preservados preferencialmente em fácies de plataforma marinha (vide discussão no quinto capítulo – Tafonomia da tafoecose de dinossauros no neocretáceo da Bacia de São Luiz).

## Soterramento final: o passo decisivo para a preservação

O paleontólogo deve se lembrar que o registro sedimentar é predominantemente episódico, isto é, apenas os eventos de maior magnitude deixam seu registro, obliterando o registro do dia-a-dia, quando a sedimentação é menos expressiva. Esse princípio, paradigma da moderna sedimentologia, foi introduzido na geologia no início da década de 1980 (Hsü, 1983, Dott, 1983) e é conhecido por *neocatastrofismo* ou *sedimentação episódica* (vide também Della Fávera, 1984).

O paradigma se aplica tanto para sistemas continentais como para marinhos. Um sistema fluvial, por exemplo, apresenta baixas taxas de erosão, transporte e sedimentação durante boa parte de seu período de existência que, conforme mencionado anteriormente, é a situação normal, observável no dia-a-dia. Eventos seculares como grandes enchentes mudam completamente esse panorama: o rio aumenta sua capacidade e sua carga, maior quantidade de sedimento é transportada, ocorrendo rompimentos de diques marginais e inundações nas planícies adjacentes. Esse evento ficará registrado na forma de migração lateral das barras fluviais e na sedimentação fina na planície de inundação. Durante esses eventos restos da biota são soterrados e preservados.

Durante eventos de tempestade, por exemplo, com a mudança do nível do mar, causada pela maré de tempestade, grande volume de água é acumulada nas áreas de águas rasas, retornando à plataforma através das chamadas correntes de retorno. Neste processo, há grande erosão do substrato nos ambientes de águas rasas, quando parte dos animais bentônicos da infauna são exumados e reorientados, sendo preservados com as conchas articuladas fechadas ou abertas, mas não em posição de vida, *in situ*. Nos ambientes mais distais, os sedimentos finos colocados e mantidos em suspensão durante e após o evento de tempestade contribuirão para um aumento brusco nas taxas de sedimentação, soterrando, durante a sua deposição, animais em posição de vida, dando origem aos depósitos de *obrutition* (Figura 27). Situação similar foi descrita por Simões e Rocha-Campos (1994) e Anelli e colaboradores (1998), respectivamente

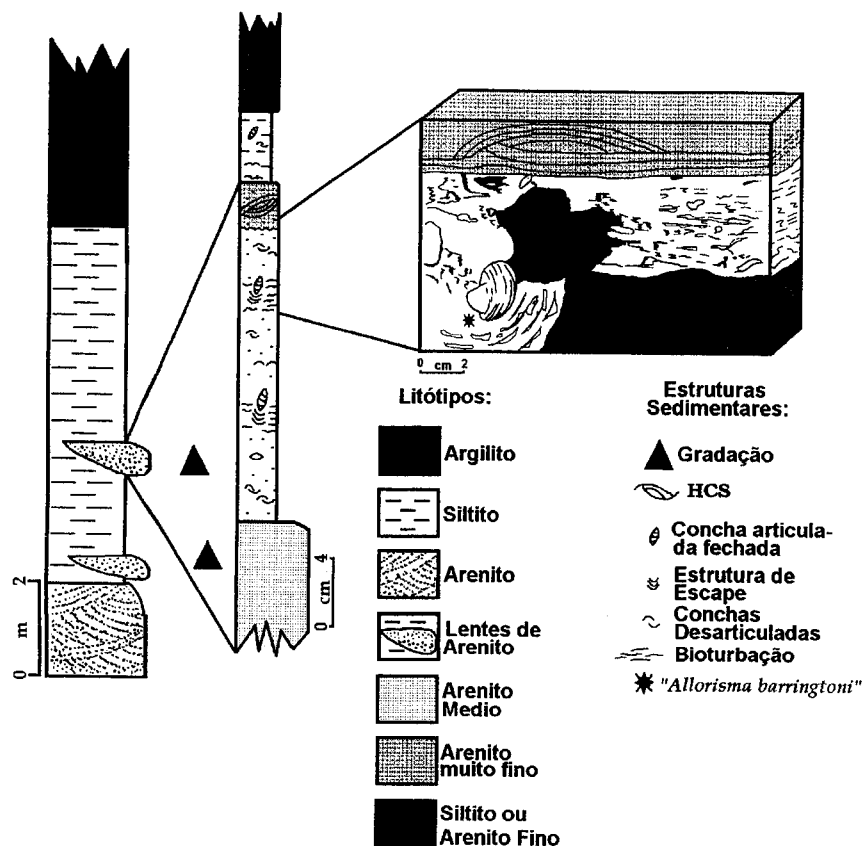


Figura 27 – Depósito de sedimentação abrupta (*obrução*), no topo da Formação Rio do Sul (Subgrupo Itararé, eopermiano), na região de Teixeira Soares/Paraná, mostrando a concha de um bivalve escavador, suspensívoro preservado em posição de vida. Note as estruturas de escape e a bioturbação associada, sugerindo atividade biológica intraestratal durante e após o evento de soterramento (Simões e Rocha-Campos, 1994).

para concentrações fossilíferas do topo da Formação Rio do Sul (eopermiano) e Ponta Grossa (devoniano), ambas da Bacia do Paraná.

Sob essa ótica, o registro sedimentar e fossilífero é sempre aquele do último e maior evento ocorrido na área de estudo no tempo considerado. Assim, um depósito previamente formado e rico em restos esqueléticos, pode ser retrabalhado tempos depois por um evento de maior magnitude, que vai incorporar sedimento e organismos mortos durante o período entre aquele e o evento anterior, e assim misturar restos orgâ-

nicos de tempos geológicos, às vezes muito diferentes, da ordem de dezenas a centenas de milhares de anos. Tal intervalo de tempo corresponde à frequência temporal destes eventos de maior magnitude. Esta questão, entretanto, envolve um conceito tafonômico muito importante, a chamada mistura temporal ou *time-averaging* (Kowalewski, 1996), que será discutido no sexto capítulo.

## Diagênese e sua influência no processo de fossilização

Por diagênese o petrógrafo entende o processo que transforma um depósito sedimentar em uma rocha, através de dois mecanismos básicos: cimentação e compactação. O processo diagenético é dividido em três fases (eo, meta e telodiagênese, vide, por exemplo, Schmidt e McDonald, 1979). Enquanto a eodiagênese se processa em níveis muito pouco profundos, a metadiagênese ocorre em profundidades da ordem de alguns quilômetros, sob temperaturas de mais de cem graus centígrados e elevadas pressões, devido à intensa carga de sedimento acumulado durante o processo de sedimentação e subsidência. A telodiagênese, por sua vez, ocorre no “caminho de volta” das rochas à superfície e envolve processos tardidiagenéticos e intempéricos.

É claro que esses processos físico-químicos atuantes sobre as camadas sedimentares afetam também os restos orgânicos, que sofrem uma série de processos de transformação, genericamente, denominados de fossilização. Esses processos podem ser agrupados em três categorias básicas (Mendes, 1988):

- a) preservação total (incluindo os tecidos moles, por congelamento, mumificação ou trapeamento em asfaltos naturais e resinas);
- b) preservação sem alteração dos restos esqueléticos (processos de incrustação e permineralização, muito comuns em ossos);
- c) preservação com alteração dos restos esqueléticos (dissolução e formação de moldes e pseudomorfos, substituição ou metassomatismo, recristalização, carbonificação e preservação por concreções).

Durante a diagênese, modificações na morfologia devido ao sobrepeso da compactação podem levar a fósseis distorcidos, achatados e cizalhados. Aliadas a modificações na forma, ocorrem frequentemente modificações na composição química dos restos esqueléticos. Significativas alterações são comuns e ocorrem principalmente com invertebrados. As modificações químicas mais comuns incluem dolimitização de esqueletos carbonáticos (o que leva à destruição de microestruturas dos elementos esqueléticos), silicificação de esqueletos carbonáticos e substituição de esqueletos carbonáticos por pirita, hematita, siderita e outros (Tucker, 1991). Desta forma, um fóssil muitas vezes exibe feições adquiridas durante a diagênese, feições que obliteram ou destroem as características morfológicas e químicas originais.

As feições diagenéticas dos bioclastos dizem respeito à *mineralogia e microarquitetura preservadas* nos fósseis. Muitos dos minerais que compõem o endo ou exoesqueleto dos organismos (Tabela 1) são instáveis as modificações químicas no ambiente diagenético e pós-diagenético, podendo recristalizar-se, sofrer dissolução ou substituição. Dentre os principais exemplos de minerais instáveis, destacam-se: a) aragonita, que transforma-se em calcita (*calcitização*); b) calcita magnesiana, que transforma-se em calcita normal e c) a opala, que transforma-se em calcedônia (Mendes, 1988).

Diversos fatores são responsáveis pela *dissolução* das partes duras esqueléticas, especialmente as águas intersticiais (diagênese) e as águas subterrâneas e superficiais (intemperismo), associadamente com as variações no pH no ambiente (Mendes, 1988). Por exemplo, o carbonato de cálcio é dissolvido sob condições de acidez ( $\text{pH} < 7$ ), enquanto que a sílica é solúvel sob condições de alcalinidade. Podem influenciar ainda o processo de dissolução a ocorrência de poros e cavidades nas partes duras esqueléticas e na rocha.

A tabela 2 apresenta um sumário dos principais tipos de composição mineral apresentados pelas partes duras dos organismos, e precisa ser consultada, por exemplo, antes da preparação de um fóssil, pois a escolha do tipo de ácido que será utilizado no ataque químico à rocha matriz deve estar de acordo com o tipo de preservação ou a mineralogia do esqueleto do fóssil em questão. Nada adianta preparar rochas, por

exemplo, contendo radiolários utilizando-se do ácido fluorídrico, que dissolve sílica.

Já foi dito que a dissolução das partes duras esqueléticas pode ocorrer assincronicamente em relação à substituição, levando à sua destruição. O espaço deixado pela dissolução do resto esquelético pode ser posteriormente preenchido por um mineral, que, de certa forma, irá recuperar sua forma original (*pseudomorfo* ou *contra-molde*), mas nunca a sua microestrutura.

De outro lado, o espaço vazio deixado pela dissolução do esqueleto pode não ser preenchido, restando apenas sua impressão física na matriz, que dará origem aos moldes *internos* (convexo) e *externos* (côncavo). Por exemplo, no caso das conchas dos bivalves o molde externo é aquele que preserva a ornamentação os espinhos, enquanto que o molde interno é aquele que conserva as impressões musculares, dentição etc. Em alguns casos, entretanto, a falta de espaço deixado pela dissolução de uma concha de braquiópode, por exemplo, a pressão do molde externo sobre o interno pode imprimir neste, aspectos da morfologia externa (ornamentação) da concha, dando origem aos chamados *moldes internos compostos* (Figura 28). No Brasil, fósseis de bivalves (*Heteropecten catharinae*) da Formação Rio Bonito (eopermiano) da Bacia do Paraná, exibem esse tipo de preservação, sendo identificado e descrito por Rocha-Campos (1966).

Para o caso de vertebrados, estudos em andamento mostram a ocorrência de alterações diagenéticas significativas, tanto morfológicas, quanto composicionais, em ossos da paleoherpetofauna do mesotriásico do Gondwana sul-brasileiro. Neste caso, os fósseis apresentam um tipo de fossilização em que a permineralização foi seguida pela ação deslocadora de carbonato de cálcio (calcita) (Holz e Schultz, 1998). As soluções permineralizantes penetraram no tecido ósseo, durante a fase eodiagenética, preenchendo os canais e os poros do tecido ósseo, posteriormente, expandindo a estrutura óssea, devido à intensa cristalização da calcita, levando a alterações, em volume, da ordem de 100% (Figura 29). Concomitante, com a expansão diagenética, a apatita da estrutura interna do osso sofreu corrosão, tendo como resultado final um "osso" fóssil muito inchado e constituído não mais de apatita, mas predominantemente de calcita. Essa alteração diagenética tem levado a erros taxonômicos, apresentando espécies e gêneros não naturais, mas gerados diageneticamente (Holz e Schultz, 1998).

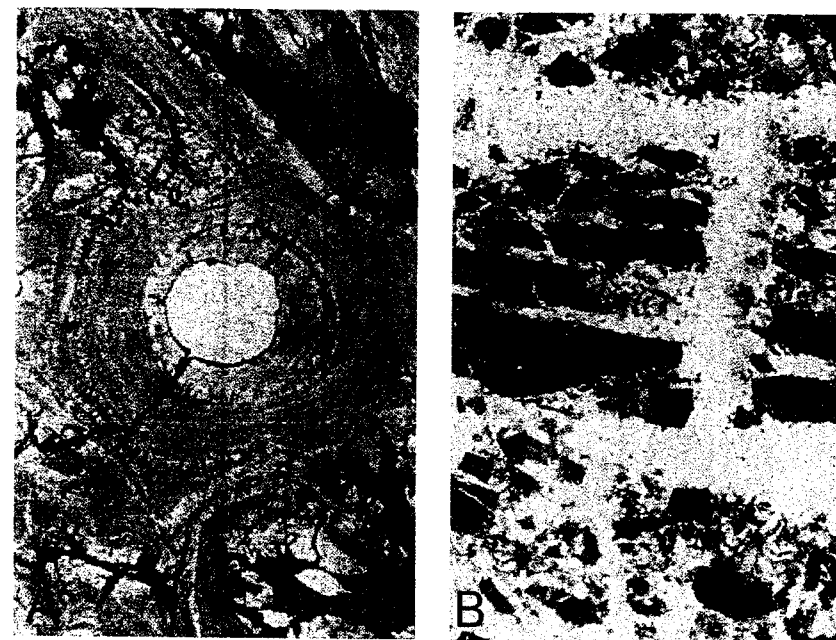


*Figura 28*  
Exemplo  
de molde interno  
de gastrópode (esquerda)  
e uma forma vivente  
para comparação (direita):  
toda a ornamentação  
e demais feições externas  
diagnósticas são perdidas  
nesse tipo de preservação.



*Figura 29* - Exemplo de influência diagenética sobre restos de paleovertebrados, apresentando alteração volumétrica considerável: a) é um crânio de cinodonte em vista palatal, mostrando avançado grau de influência diagenética, b) é um crânio bem preservado da mesma espécie de cinodonte, c) mostra um crânio extremamente "inchado" de um rincossauro em vista dorsal, d) mostra um crânio de rincossauro praticamente não afetado pela diagênese. As assombrosas diferenças morfológicas introduzidas pela diagênese tendo sido, no passado, interpretadas como de origem taxonômica (Holz e Schultz, 1998).

Colocados lado a lado, como na figura anterior, a diferença diagenética entre os vários elementos fósseis parece evidente. Acontece, contudo, que na maioria das vezes o material do triásico sul-brasileiro é encontrado desarticulado e fragmentado, de modo que uma comparação direta fica difícil de ser feita e a influência diagenética não é tão óbvia. A solução, neste caso, vem da análise microscópica: lâminas similares às petrográficas são feitas e analisadas ao microscópio petrográfico, adotando-se a metodologia corriqueira da análise petrográfica. A permineralização e a ação deslocadora dos cristais ficam evidentes numa análise deste tipo. A figura 30 mostra lâminas feitas com cortes de ossos longos de rincossauros, evidenciando graus diferentes de influência diagenética.



*Figura 30* - Fotomicrografias de ossos de rincossauros: (A) canal de Havers preenchido, mas sem sinais de dissolução ou deslocamento; (B) ação deslocadora da calcita, "abrindo" o material ósseo. Borda maior das fotografias tem cerca de 3mm (Holz e Schultz, 1998).



O problema da deformação de fósseis durante a diagênese pode ser especialmente grave no caso de invertebrados, em que medidas com paquímetro muitas vezes são utilizadas para agrupar as formas e auxiliar na determinação taxonômica.

Os lingulídeos da Formação Ponta Grossa, por exemplo, são, no geral, e extremamente achatados (Figura 31). Mesmo com uma análise apenas superficial fica patente que em vida estes organismos não poderiam ser tão achatados, porque praticamente não haveria espaço entre as valvas para alojar os órgãos destes animais. O problema é quantificar esse achatamento. Se a valva fóssil perdeu em curvatura, ela ganhou em largura e altura e quanto mais achatada, maior foi esse ganho. Como quantificá-lo? Este é um desafio para o qual o tafônomo de invertebrados deve estar atento, podendo aplicar inclusive programas de computador, na reconstituição da forma geral da concha.

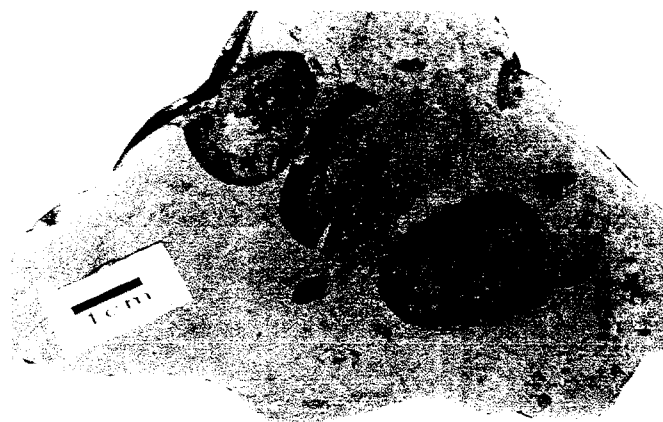


Figura 31  
Lingulídeos  
da Formação  
Ponta Grossa  
(Devoniano  
da Bacia  
do Paraná):  
o intenso  
achatamento  
dorso ventral  
das valvas  
implica  
em aumento  
nas outras  
dimensões.

## Conclusão

Analisadas as seis etapas básicas na “vida de um fóssil”, a chamada análise tafonômica básica está concluída. Em resumo, considerando tudo aquilo que foi comentado neste capítulo e as informações disponíveis na literatura é possível listar a seguir algumas regras tafonômicas, as quais foram estabelecidas a partir de generalizações empíricas e ob-

servações de campo e laboratório (veja Martin, 1999, para uma lista completa) estando relacionadas com os processos tafonômicos vistos até aqui, ou seja:

a) os organismos que possuem partes duras apresentam maior potencial de fossilização;

b) preservação é favorecida pelo soterramento rápido, especialmente por sedimentos finos (baixa turbulência) ou na ausência de decomposição e organismos necrófagos, sob condições de baixo teor de oxigênio;

c) durante a transição da biocenose para a tafocenose a desarticulação, alteração química resultante da decomposição, a abrasão, o transporte, a predação, a necrofagia e a dissolução causam perda de informação, especialmente quanto à abundância das espécies e a diversidade e estrutura e uma dada comunidade original;

d) perda de informação por processos tafonômicos, especialmente por dissolução e bioerosão, são comuns nos ambientes plataformais. Esta informação, entretanto, pode refletir uma maior atenção dos estudos ao material proveniente desses ambientes, dada a facilidade de acesso;

e) perda de informação por processos tafonômicos, nas biotas terrestres e fluviais resulta, especialmente, do transporte, da desarticulação, da seleção e quebra, pelo agente de transporte (água), ataque de necrófagos, predadores e o pisoteio;

f) bioturbação e retrabalhamento são agentes efetivos na mistura de elementos esqueléticos não contemporâneos (mistura temporal), podendo produzir falsos padrões de diversidade e variação morfológica;

g) soterramento catastrófico preserva, mas há tendenciamento quanto aos organismos preservados (preferencialmente da infauna) e a resolução temporal pode ser baixa, uma vez que ela dependerá da presença de bioclastos antigos, no fundo. Portanto, somente múltiplos episódios de soterramento catastrófico poderiam, provavelmente, fornecer evidências sobre a variação temporal na estrutura de uma dada população.

Tendo em mente todos os aspectos abordados até aqui outros enfoques podem e devem fazer parte da agenda de todos aqueles interessados nos dados fornecidos pelo registro geológico. Em especial, há a necessidade de desenvolver uma visão crítica sobre o registro fóssil (Si-

mões e Kowalewski, 1999), conhecendo suas qualidades e limitações (vide Donovan e Paul, 1998, para uma longa discussão). Dentre as diversas preocupações do tafônomo constam o estabelecimento de um arcabouço de tafofácies, para diferentes ambientes, gerados em condições tectônicas e latitudinais distintas ou um estudo dos controles estratigráficos sobre o registro fóssil; as implicações dos dados tafonômicos e estratigráficos nas análises cladísticas, a quantificação do registro fóssil e o uso da tafonomia nas análises ambientais, isto é com material proveniente de acumulações atuais ou geradas nas épocas iniciais do cenozóico (Kowalewski e colaboradores, 2000a, b).

TABELA 1

Classificação dos diferentes tipos de esqueleto de invertebrados, segundo Speyer e Brett (1988).

Táxon	Tipo de esqueleto				
	Maciço	Arborescente	Univalve	Bivalve	Multielemento
Corais Rugosa Tabulata	▽ ▽	▽ ▽			
Briozoários Trepostomata Cryptostomata	▽	▽ ▽			
Braquiópodes Inarticulados Articulados			▽ ▽		
Moluscos Pelecípodes Gastrópodes Cefalópodes Escafópodes				▽ ▽ ▽ ▽	
Artrópodes Trilobitas Ostracodes Conchostráceos Insetos Filocarídeos			▽ ▽		▽ ▽ ▽
Equinodermas Crinóides Blastóides Equinóides Ofiuróides					▽ ▽ ▽ ▽
Graptozoários		▽			

TABELA 2

Composição mineralógica do esqueleto dos principais tipos de organismos, de acordo com Mendes (1988).

Mineral	Táxon
Calcita	Cocolitoforídeos (cocólitos) Foraminíferos planctônicos Braquiópodes articulados Ostracodes Cirrípedes
Calcita magnésiana	Foraminíferos bentônicos Esponjas calcárias  Ostracodes Equinodermas
Aragonita	Esclerospôngias Mileporídeos Hexacorais Poliplacóforos Briozoários (em parte) Escafópodes Pterópodes Cefalópodes Vertebrados (otólitos)
Calcita e aragonita	Briozoários (em parte)  Rodoficófitas
Calcita ou aragonita	Gastrópodes Briozoários (alguns) Bivalves
Hidroxiapatita + Carbonato	Ossos e dentes
Sílica (opala)	Diatomáceas Silicoflagelados Radiolários Hexactinelídeos Desmopôngias

# Aquisição, descrição e interpretação de dados em tafonomia

Neste capítulo serão enfocados os procedimentos e metodologias usuais para a aquisição de dados tafonomicamente significativos, com o intuito de sistematizar e objetivar a coleta e descrição de material fossilífero, sob a óptica da tafonomia, com particular ênfase nos aspectos bioestratinômicos.

## Coleta e descrição de material

A estratégia de coleta dos dados tafonômicos depende da natureza do estudo que será realizado, da qualidade e natureza dos afloramentos fossilíferos investigados e do(s) tipo(s) de preservação do(s) fóssil(eis) estudado(s). Não faz parte do escopo deste capítulo a descrição de técnicas de preparação e coleta de fósseis (Feldmann e colaboradores, 1989), porém como regra básica durante a coleta, a orientação azimutal da concentração fossilífera no afloramento, bem como o seu topo e base devem ser devidamente anotados. Deve-se dar preferência à coleta de blocos de rochas (veja Simões e Kowalewski, 1998) contendo as concentrações fossilíferas e não a coleta individual de fósseis, pois várias feições importantes (distribuição dos fósseis na matriz, orientação) poderão ser perdidas (Simões e Ghilardi, no prelo). Além disto, em muitos casos, os blocos deverão ser seccionados, para a observação, em corte, das feições bioestratinômicas (grau de empacotamento, distribuição dos fósseis na matriz) (Simões e colaboradores, 1996).

Os restos de paleovertebrados, geralmente esparsos quando preservados em sistemas continentais, são coletados com especial atenção na orientação espacial, quando trata-se de elementos isolados como ossos longos ou costelas. No afloramento, a atitude (mergulho/direção) do elemento ósseo é anotado antes de isolar o osso das rochas encaixantes, anota-se sua relação com os limites da camada e das estruturas sedimentares internas. No caso da retirada de segmentos mais completos (esqueletos inteiros), o material é isolado no afloramento, recoberto por gesso até formar um bloco compacto que assegure que perdas de elementos ósseos não vão ocorrer durante o transporte para o laboratório. Antes da retirada completa do bloco do afloramento, marca-se no gesso a direção norte-sul e a atitude das camadas, para que o preparador possa, em laboratório, anotar a posição relativa dos ossos na medida em que esses forem retirados da rocha matriz.

Para sistematizar este trabalho em campo, Holz e Barberena (1989) publicaram, a título de sugestão, uma ficha de coleta e descrição de material de paleovertebrados, mostrada na figura 32.

Localidade:	Desenho do afloramento (perfil lateral)		Número no mapa-base	
Coordenada NS:				
Coordenada EW:				
Cota/altitude:				
Tipo de fóssil:				
<b>Modo tafonômico de ocorrência:</b> <input type="checkbox"/> leito de osso (elementos inteiros e fragmentos com denso empacotamento) <input type="checkbox"/> ossos isolados fragmentados <input type="checkbox"/> ossos isolados inteiros <input type="checkbox"/> segmentos articulados inteiros <input type="checkbox"/> segmento articulado de esqueleto <input type="checkbox"/> esqueleto articulado e bastante completo	Amostra Número:	Rocha <input type="checkbox"/> Fóssil <input type="checkbox"/>	Fotos:	
Observações adicionais:	Perfil vertical medido	Atitude dos ossos longos		
		Tipo de osso	Direção	Mergulho
				Desenho/observação

Figura 32 – Ficha de anotação para coletas tafonomicamente orientadas de paleovertebrados (Holz e Barberena, 1989).

De outro lado, para a aquisição de dados tafonômicos de invertebrados, Ghilardi (1999) propôs um protocolo tafonômico/paleoautoecológico, contendo sete etapas distintas, com a finalidade de padronizar métodos de coleta e de laboratório na análise de concentrações fossilíferas, dominadas por restos esqueléticos de invertebrados. O protocolo enfatiza a necessidade do reconhecimento do processo de mistura temporal (discutido mais adiante), numa dada coleção paleontológica. No que tange à análise paleoecológica, a amostragem deve ser grande e precisa o suficiente (camada por camada) para gerar coleção que inclua o máximo espectro de assinaturas tafonômicas para cada fóssil. Para isso é sugerida como uma estratégia de coleta a obtenção de grandes blocos de rochas, como já discutido.

Precisa ficar claro, entretanto, que o protocolo sugerido pode e deve ser adaptado às necessidades intrínsecas que caracterizam os diferentes tipos de estudos tafonômicos. Conforme destacado pelo autor, a metodologia proposta é adequada ao estudo de concentrações fossilíferas que são representadas por corpos tridimensionais, tais como as coquinas e arenitos bioclásticos, os quais podem ser facilmente reconhecidos no campo. No esquema da figura 33 são mostradas as diversas etapas que caracterizam o protocolo tafonômico/paleoautoecológico de Ghilardi (1999).

Clark (1967) e Flessa e colaboradores, (1992) utilizaram o termo fatores tréficos (*trephic factors*) para designar os fatores que atuam durante e após a coleta de material paleontológico (transporte dos fósseis para o laboratório, preparação física e química, curadoria) que determinam se um espécime ou assembléia fossilífera terá potencial para estudo. Por exemplo, Walker (1989) descreveu um interessante caso em que um preparador de fósseis “superzeloso” extraiu organismos epibiontes de carapaças de ermitões fósseis. Através desse procedimento importantes dados foram perdidos, tais como o tempo de exposição das conchas na interface água/sedimento e sobre a retroalimentação tafonômica.

No que diz respeito à coleta, o paleontólogo deve ter *sempre* em mente que as limitações de exposição dos afloramentos fossilíferos, o intemperismo, e os processos de fossilização podem conduzir à perda de informações paleontológicas das associações bióticas. Portanto, uma coleta malfeita pode agravar substancialmente esse problema, limitando seu estudo.

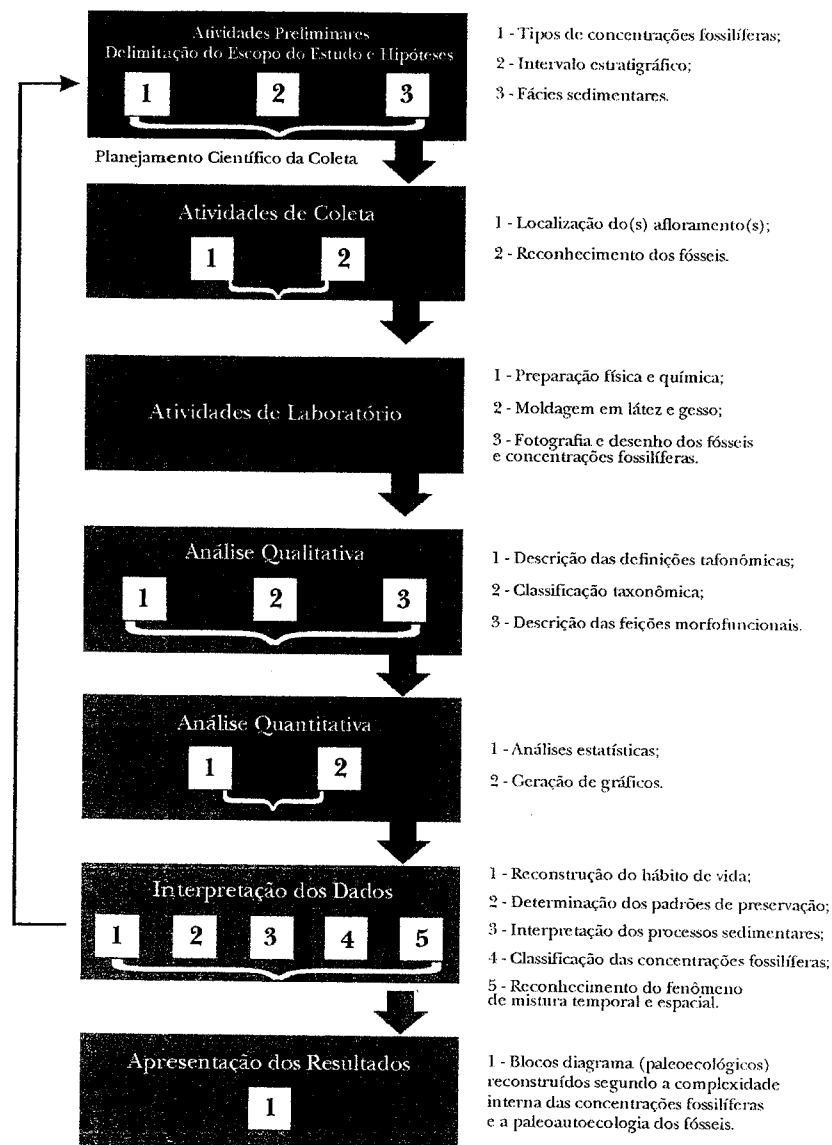


Figura 33 – Protocolo mostrando as diversas etapas da análise tafonômica, modificado de Ghilardi (1999).

## A descrição de concentrações fossilíferas

Acumulações densas de restos de conchas e ossos (*shell beds* e *bone beds*) são feições notáveis do registro sedimentar fanerozóico, sendo frequentemente a principal fonte de dados paleobiológicos. Essas ocorrem nos mais diversos tipos de rochas siliciclásticas e carbonáticas, depositadas em diferentes tipos de ambientes, principalmente marinhos. Quando nos deparamos com uma concentração fossilífera, porém, algumas questões importantes emergem, como, por exemplo:

- a) o que devo descrever?
- b) como devo descrever?
- c) que termos devo empregar?

Diversas são as feições macroscópicas (feições sedimentológicas, bioestratinômicas, estratigráficas, paleoecológicas, diagenéticas) empregadas na descrição das concentrações fossilíferas. Tais feições são muito importantes, também, porque elas permitem identificar os diferentes processos físico/químicos e biológicos responsáveis pela sua origem.

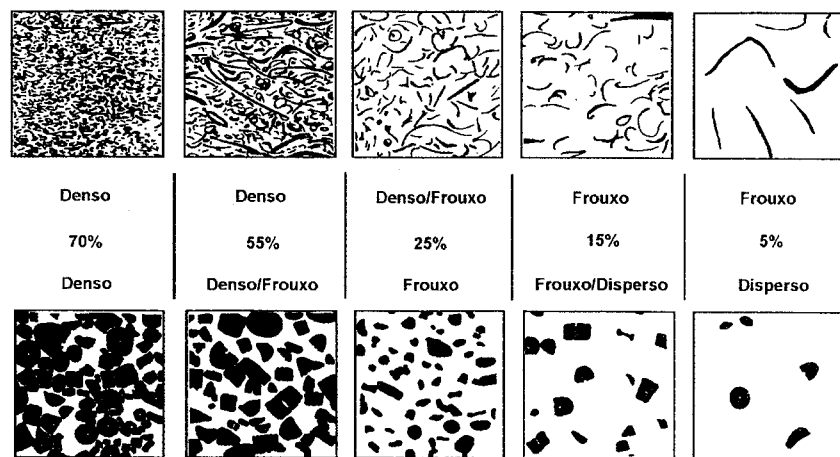
### AS FEIÇÕES SEDIMENTOLÓGICAS

Procedimentos de rotina para descrição padronizada da disposição e abundância de restos esqueléticos na matriz, têm sido empregados rotineiramente apenas no estudo petrográfico de rochas carbonáticas, em grande parte, devido à ampla aceitação da classificação de Dunham (1962). Conseqüentemente, sedimentos bioclásticos com matriz não carbonática são, normalmente, descritos utilizando-se termos não padronizados, tais como coquina, microcoquina, lumachella ou utilizando-se o adjetivo “fossilífero” (arenito fossilífero).

Bioclastos grossos (qualquer fóssil ou fragmento bioclástico maior que 2mm) podem originar fábricas com *três graus diferentes de empacotamento*.

As concentrações *densamente empacotadas* são suportadas por bioclastos. Nesses casos os bioclastos grossos dão suporte mecânico para a camada com as partículas pequenas ou cimento ocupando apenas os interstícios. O contato físico entre os bioclastos é comum, porém, alguns bioclastos podem “flutuar” na matriz (Figura 34). O alto grau de

empacotamento pode refletir acentuada seleção hidráulica ou biogênica da matriz ou aumento brusco na disponibilidade de bioclastos, decorrentes de eventos de mortandade em massa. Deposição de restos esqueléticos sob condições de baixa taxa de sedimentação podem dar origem a uma concentração fossilífera com alto grau de empacotamento.



(A)



(B)

Figura 34 – Em A, terminologia empregada na descrição do grau de empacotamento dos bioclastos na matriz sedimentar. B- Diferentes graus de empacotamento dos bioclastos, segundo a forma e o tamanho das partículas bioclásticas, modificado de Kidwell e Holland (1991).

As concentrações fossilíferas *fracamente empacotadas* são suportadas pela matriz. Desta forma, os bioclastos grossos exibem pouco contato direto entre si. Já o termo *disperso* é empregado para as concentrações que são suportadas pela matriz, em que os bioclastos estão esparsamente distribuídos.

A *seleção* (classes de tamanho) é outra feição sedimentológica muito importante. Acúmulos de restos de invertebrados e pequenos ossos sob ação de fluxos oscilatórios (ondas) podem ser agrupados em três categorias semi-quantitativas distintas, envolvendo: a) *bem selecionada*: concentração onde os bioclastos com mais de 2mm exibem pequena variação nas classes de tamanho. Normalmente, 80% dos bioclastos ocupam uma ou duas classes de tamanho. b) *bimodal*: concentração com bioclastos bem selecionados em relação à moda primária, apresentando, porém, uma segunda moda distinta e c) *pouco selecionada*: concentração em que cerca de 80% dos bioclastos estão distribuídos em três ou mais classes de tamanho (Figura 35).

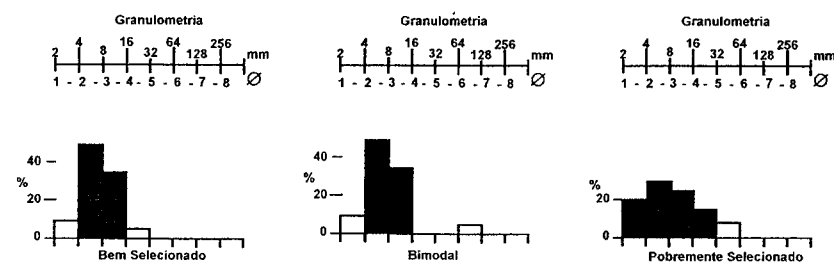


Figura 35 – Grau de seleção de bioclastos na matriz sedimentar, modificado de Kidwell e Holland (1991).

Geralmente, a acentuada seleção dos restos esqueléticos decorre do transporte hidráulico ou da atividade biogênica, mas ela pode refletir também condições ecológicas que levam à morte organismos com o mesmo estágio de desenvolvimento ontogenético. Por outro lado, o alto grau de seleção de uma concentração fossilífera pode ser decorrente da eliminação diagenética de bioclastos quimicamente instáveis, havendo enriquecimento proporcional de restos esqueléticos quimicamente estáveis, dando origem a uma concentração relativamente homogênea em relação ao tamanho, forma e mineralogia dos bioclastos.

Já foi mencionado que o grau de *transporte e reorientação* dos restos esqueléticos está intimamente relacionado com a energia do meio e a forma e densidade dos bioclastos. No geral, fósseis de invertebrados marinhos preservados em posição de vida (*in situ*) e, portanto, sem transporte e reorientação, são um excelente indicador de sedimentação rápida (episódica), sem significativo distúrbio junto ao substrato. Contrariamente,

mente, inversão completa do exoesqueleto de corais, por exemplo, reflete a atuação de fortes ondas e correntes junto ao fundo, sugerindo a ocorrência de eventos de tempestade. O grau de transporte e reorientação pode ser determinado a partir da análise de diferentes atributos bioestratinômicos (grau desarticulação/articulação dos bioclastos, arredondamento, corrosão, bioerosão), bem como pelo arranjo tridimensional dos bioclastos na matriz sedimentar.

O estudo da *orientação em planta* (=azimutal) dos bioclastos fornece importantes dados a respeito da dinâmica deposicional, particularmente com respeito ao sentido de fluxo das paleocorrentes. Normalmente, os bioclastos alongados (conchas de gastrópodes, tentaculites, troncos, ossos longos) são mais apropriados para este tipo de estudo.

Quando soterrados e fossilizados em posição de vida, os moluscos bivalves ficam dispostos perpendicular ou ligeiramente inclinados em relação ao plano de acamamento, representando tafocenoses autóctones (Figura 36) (veja Simões e Rocha-Campos, 1994 e Anelli e colaboradores, 1998, para exemplos brasileiros). Esse tipo de tafocenose implica grande taxa de sedimentação, geralmente relacionar a eventos de recobrimento induzidos por tempestades.

De outro lado, conchas de animais desarticulados e retrabalhados podem assumir posição que permitem inferências sobre as condições hidráulicas atuantes à época de formação do depósito. Assim, conchas côncavo-convexas ficam na chamada posição de estabilidade quando sujeitas a correntes suficientemente fortes (Figura 37A), enquanto que restos fusiformes, como por exemplo de gastrópodes, se alinham segundo o fluxo, com a abertura da concha apontando o sentido da corrente (Figura 37B). Portanto, o posicionamento dos elementos esqueléticos depende muito da anatomia básica do organismo considerado. Na orientação unimodal, por exemplo, a grande maioria dos elementos aponta para o mesmo sentido, o que já não acontece com os bioclastos orientados por ondas (bimodal). De fato, fluxos oscilatórios orientam bioclastos perpendicularmente à direção de propagação das ondas, com os elementos morfológicos (abertura da concha) mostrando uma distribuição bimodal: metade dos elementos apontará para um sentido, metade para o outro. Isso ocorre por causa da ação do movimento orbital da água junto a interface água/sedimento: o componente mecânico principal, isto é, o “vaivem” característico do movimento oscilatório, orienta os res-

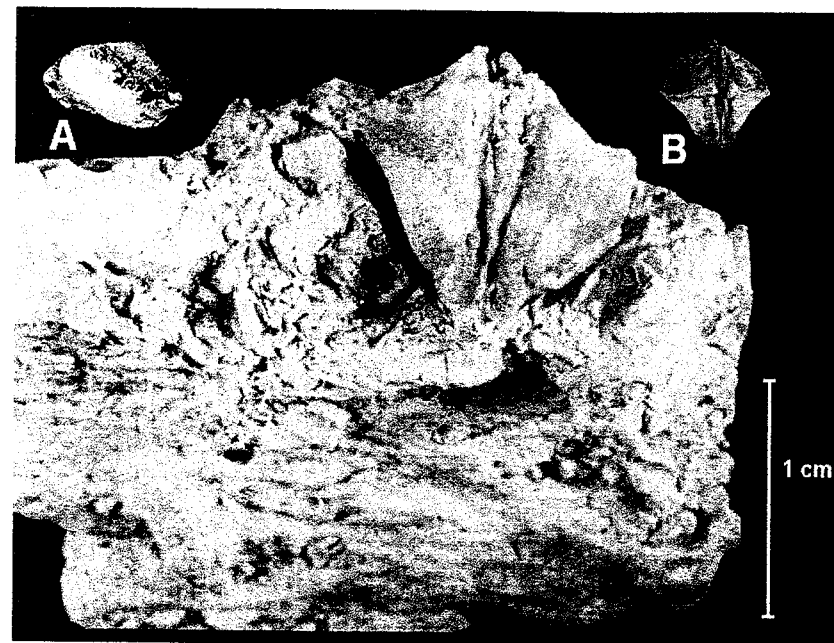


Figura 36 – *Naiadopsis lamellosus*, um bivalve da semi-infauna bissada, suspensívoro, preservado em posição de vida no topo de uma concentração coquinóide, Formação Corumbataí, neopermiano, Tambaú, São Paulo. Note o plano de comissura da concha em posição vertical em relação ao plano de acamamento do sedimento. Em A, vista lateral de exemplar silicificado da mesma espécie e, em B, outro exemplar com as duas valvas articuladas e notável achatamento dorso ventral (veja a figura 60 para a origem desta concentração fossilífera).

tos orgânicos em um movimento de agitação, no qual probabilisticamente os elementos devem ficar 50% orientados, segundo um sentido e 50%, no outro, a 180 graus, como mostra o exemplo da figura 37C.

A análise espacial pode ser aplicada também no estudo tafonômico dos paleovertebrados. Ossos longos (úmeros, fêmures) ficam orientados paralelos ao fluxo, com a epífise maior ou mais larga apontando contra a corrente (Voorhies, 1969; Abler, 1984), permitindo assim a obtenção de dados sobre paleocorrentes.

Fluxos oscilatórios (ondas) também podem ser responsáveis pela orientação espacial de bioclastos. O fluxo oscilatório, quando atinge o fundo, retrabalha o sedimento para gerar formas de leito simétricas e pode alinhar restos orgânicos. Como o fluxo oscilatório retrabalha o sedimento com um constante movimento de vaivem; eventuais restos orgânicos

## CORRENTES

Figura 37A  
Posição  
de estabilidade  
assumida  
por conchas  
sob fluxo  
unidirecional  
forte (Allen, 1990);

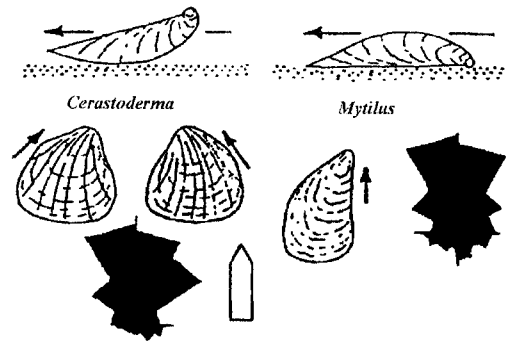
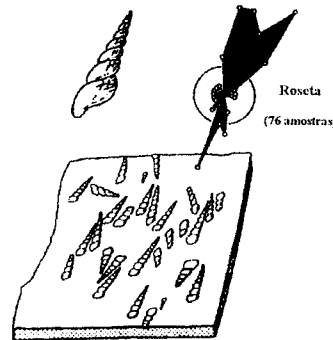
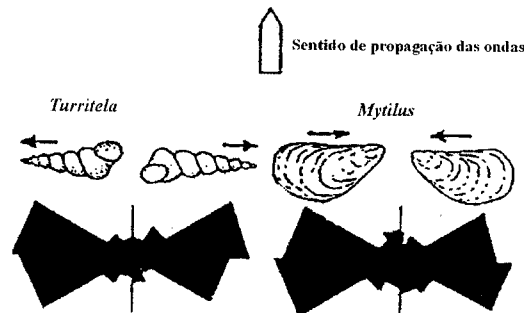


Figura 37B  
Alinhamento  
de gastrópodes  
*Turritella*  
sob fluxo  
unidirecional  
(Seilacher, 1953);



## ONDAS

Figura 37C  
Orientação  
bimodal  
de bioclastos  
sob fluxo  
oscilatório  
(Allen, 1990).



presentes irão ser orientados perpendicularmente ao sentido de propagação da onda, como mostra a figura 38: os corpos de peixes estão alinhados e orientados aparentemente conforme um sentido único. Contudo, ao analisar-se a disposição espacial dos corpos, nota-se uma distribuição bimodal na orientação. Essa bimodalidade é atribuída à ação de ondas.

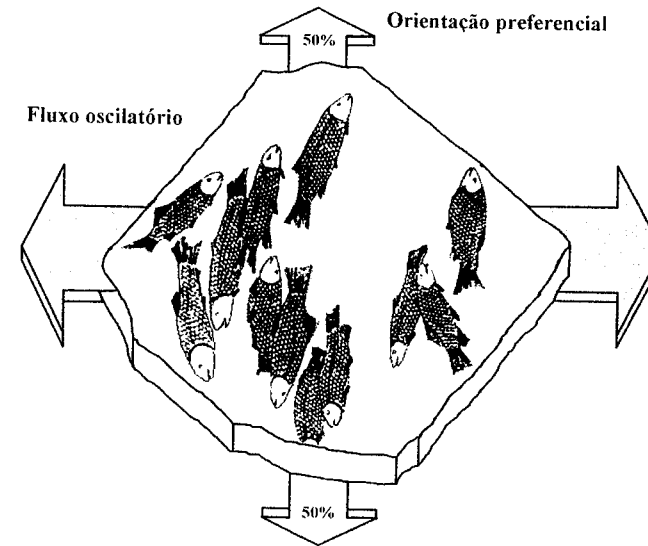


Figura 38  
Alinhamento  
de carcaças  
de peixes  
sob fluxo  
oscilatório.  
Notar  
a bimodalidade  
na orientação  
dos corpos  
de peixes  
(Seilacher, 1953).

A figura seguinte (Figura 39) mostra conchas de gastrópodes da Formação Riachuelo (cretáceo da Bacia de Sergipe-Alagoas), orientados segundo um eixo preferencial, mas com dois sentidos, ou seja, exibe uma bimodalidade direcional similar àquela apresentada pelos fósseis de peixes no exemplo de Seilacher (1953). A interpretação da gênese bioestratinômica dessa ocorrência fossilífera, portanto, é atribuída à ação de fluxo oscilatório. A rocha encaixante, nesse caso, exibe nítida estratificação ondulante, o que corrobora essa interpretação.

Assim, a simples orientação de bioclastos não é indicativa de fluxo unidirecional, já que vimos, pelo exemplo das figuras anteriores, que ondas também orientam significativamente os bioclastos alongados. Assim, o tafônomo deve analisar não apenas a direção preferencial dos bioclastos, mas também o sentido dominante. Se uma distri-



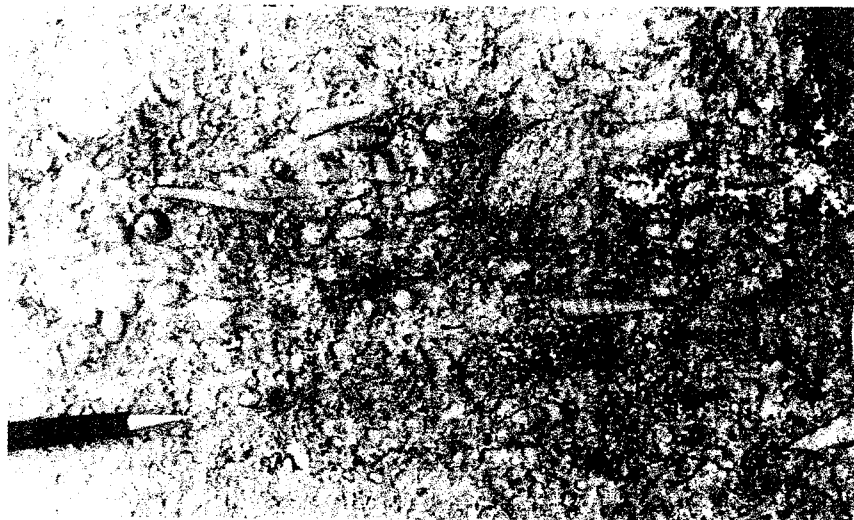


Figura 39 – Gastrópodes da Formação Riachuelo/Membro Maruim, do cretáceo da Bacia de Sergipe-Alagoas, exibindo orientação causada por ondas.

buição unimodal ocorrer (Figura 40A), os bioclastos foram, provavelmente, orientados por fluxo unidirecional. Já os bioclastos orientados em dois sentidos preferenciais, como nos exemplos citados anteriormente (Seilacher, 1953; Allen, 1990), essa feição está, provavelmente, relacionada com a presença de fluxo oscilatório (Figuras 40B e C). Existe ainda a distribuição polimodal, na qual não há orientação preferencial dos bioclastos (Figura 40C). Este padrão decorre da atuação de fluxo com velocidade inferior àquela necessária para movimentar os bioclastos ou da presença de fluxo turbulento durante a formação da assembléia fossilífera. Durante o transporte, a interferência entre os bioclastos ou entre esses e outras partículas (bioclásticas ou clásticas) pode originar também este padrão (Kidwell e colaboradores, 1986; Kidwell e Bosence, 1991).

Não existe ainda nomenclatura consistente para descrição da distribuição dos bioclastos observados em corte (seção). Os termos *concordante*, *perpendicular* e *oblíquo*, têm sido utilizados, respectivamente, para: a) bioclastos com eixo longo alinhado paralela ou subparalela em relação ao plano de acamamento (*concordante*), b) bioclas-

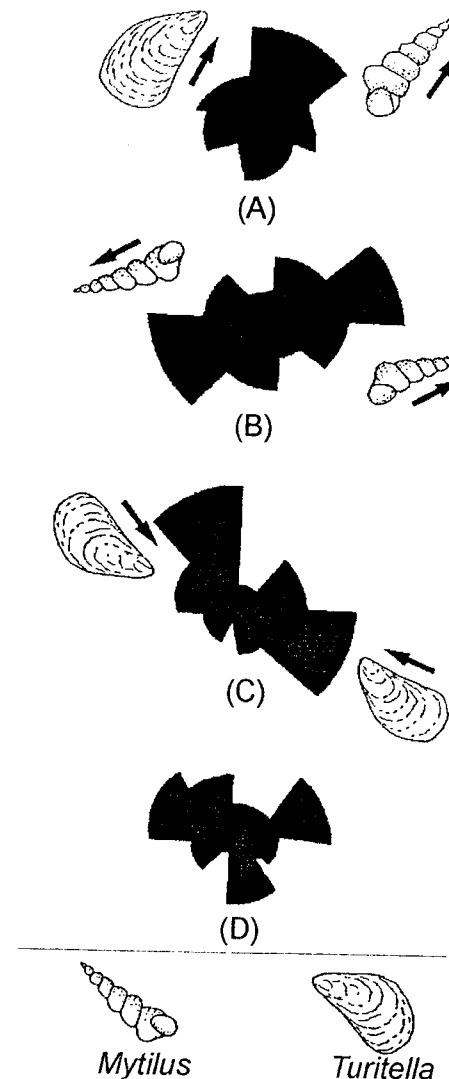


Figura 40  
Orientação  
de bioclastos  
(de Simões e Holz, 2000):  
unimodal a) de fluxo  
unidirecional, bimodal  
b/c) de fluxo oscilatório  
e polimodal  
d) de fluxo turbulento.

tos dispostos na matriz em ângulo reto, em relação ao plano de acamamento (*perpendicular*) e c) bioclastos exibindo posições intermediárias (*oblíquo*) (Figura 41). Adicionalmente, os bioclastos convexas (conchas de bivalves, braquiópodes) podem estar distribuídos concordantemente na matriz, com a convexidade voltada para baixo ou para cima.

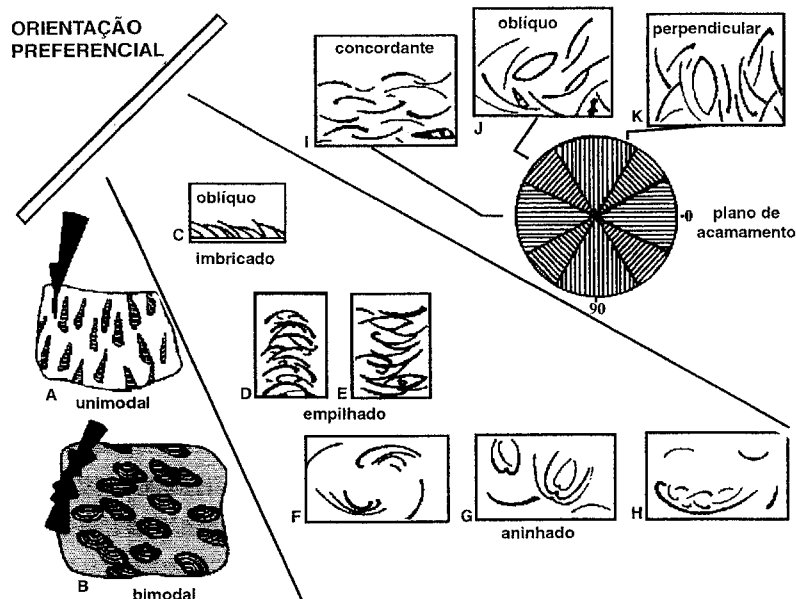


Figura 41 – Terminologia empregada na descrição de bioclastos, modificado de Kidwell e colaboradores (1986).

#### AS FEIÇÕES ESTRATIGRÁFICAS

Aqui serão tratados os termos descritivos de tafocenoses em escala estratigráfica, envolvendo os aspectos dos restos fossilíferos dentro das camadas sedimentares.

A *geometria* de uma concentração fossilífera é estabelecida a partir de parâmetros dimensionais (bidimensionais, tridimensionais) a qual depende da natureza da superfície deposicional, da atividade dos organismos bioturbadores, do modo de vida dos organismos produtores de partes duras (invertebrados de hábito gregário, como as ostras e os mexilhões) e dos processos físicos que concentram os restos esqueléticos, produzindo topografia singenética (migração de marcas onduladas). A figura 42 apresenta um sumário dos principais tipos de geometria exibida pelas concentrações fossilíferas, de acordo com os termos descritivos definidos por Kidwell e colaboradores (1986). Concentrações com

plano de acamamento bidimensional (pouco espessas), são denominadas de *pavimento* ou *barbante* (*stringers*). As concentrações do tipo pavimento são lateralmente contínuas, enquanto que as concentrações em barbante são normalmente alongadas e muito localizadas, na escala de um afloramento. As concentrações fossilíferas espessas (que excedem a espessura de uma concha ou outro elemento esquelético) são classificadas aplicando-se os seguintes termos:

a) *pod*, concentração pequena, irregular, com bordas bem definidas, em corte, representando, por exemplo, escavações isoladas preenchidas por material bioclástico;

b) *clump*, agrupamento de elementos esqueléticos com margens pouco definidas, em corte, denotando a concentração de organismos bentônicos preservados em posição de vida ou acúmulo mais ou menos denso de bioclatos reorientados na matriz por ação de animais bioturbadores no sedimento;

c) *lente* (*lens*), concentração com geometria regular, adelgaçando-se lateralmente, incluindo, por exemplo, acumulações de material bioclástico na base de canais ou estruturas do tipo bioherma;

d) *cunha* (*wedge*) concentração com geometria regular, adelgaçando-se lateralmente de maneira mais complexa do que as lentes, em uma única direção e;

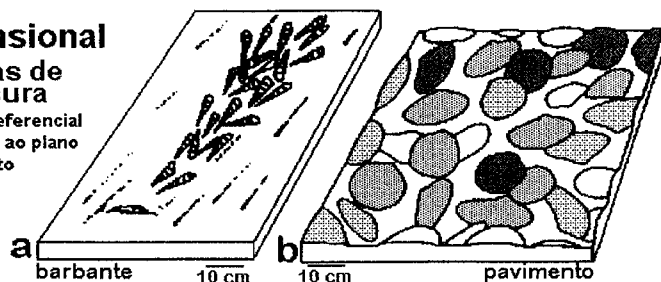
e) *camada* (*bed*), concentrações de espessura variável, dependendo da topografia, e lateralmente contínuas, de forma tabular ou de lençol (*sheet*).

A *estrutura interna* de uma concentração fossilífera é caracterizada pela variação vertical ou lateral dos diversos atributos tafonômicos (composição taxonômica, biofábrica) presentes nas concentrações fossilíferas fornece importantes evidências a respeito da complexa história tafonômica responsável pela sua formação. Dois tipos de estrutura interna são reconhecidas, *simples* e *complexa*. Estes termos são, entretanto, estritamente descritivos e não indicam, obrigatoriamente, que uma concentração tem origem simples ou complexa. Estrutura interna simples é verificada nas concentrações internamente homogêneas em relação aos seus atributos bioestratinômicos, sedimentológicos e paleoecológicos. Concentrações exibindo granodecrescência ascendente dos grãos da matriz e dos bioclastos, apresentam estrutura interna simples. Tempestito distal é um exemplo de concentração fossilífera com estrutura interna simples. É

## Bidimensional

### 1-2 valvas de espessura

Eixo longo preferencial  
concordante ao plano  
de acamamento



## Tridimensional

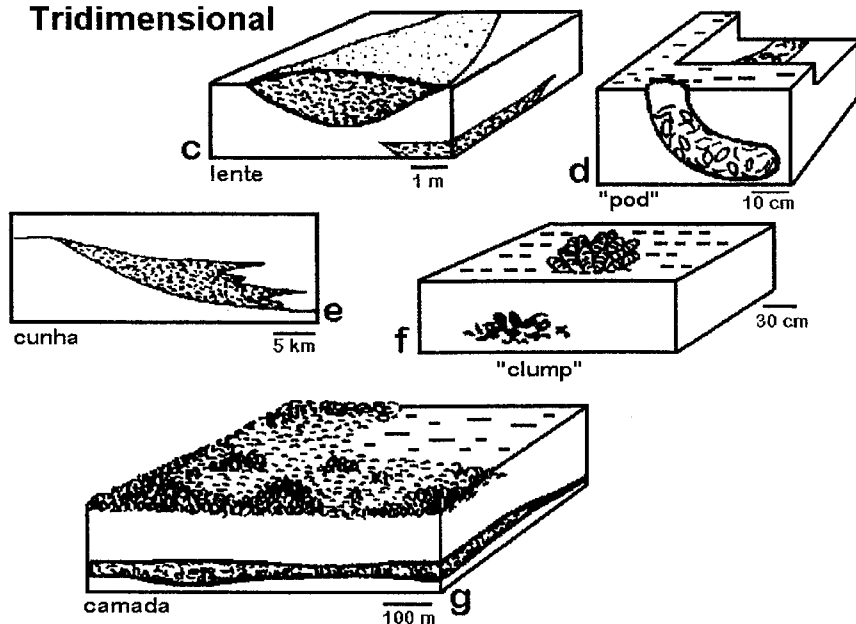


Figura 42 – Geometria das concentrações fossilíferas, modificado de Kidwell e colaboradores (1986).

importante lembrar que muitas concentrações internamente simples são geradas a partir de um único evento (Kidwell e colaboradores, 1986).

As concentrações com estrutura interna complexa exibem variação lateral e vertical de suas feições bioestratinômicas, sedimentológicas e paleoecológicas. Acumulações contendo alternância de níveis com conchas articuladas e desarticuladas ou com fósseis preservados em posição de vida ou reorientados, são exemplos de concentrações com estrutura interna complexa. Concentrações amalgamadas vertical e lateralmente possuem também estrutura interna complexa. Normalmente, as concentrações com estrutura interna complexa refletem múltiplos eventos de erosão e deposição, mas elas podem ser geradas por um único evento, se este afetar áreas com grande variação geomorfológica e batimétrica.

Concentrações de vertebrados em sistemas continentais, geralmente associados a sistemas fluviais e fluvio-lacustres, podem mostrar alto grau de amalgamento (estrutura complexa), com sucessivos eventos de morte catastrófica fornecendo material ósseo que será concentrado pelos processos sedimentares e se acumulará em níveis com um alto grau de representatividade temporal, misturando restos de animais de várias gerações sucessivas. (Behrensmeyer e Chapman, 1993; Rogers, 1993). O mesmo ocorre com as coquinas, a despeito de sua idade e origem.

## AS FEIÇÕES PALEOECOLÓGICAS

A composição ou complexidade taxonômica de uma tafocenose é um aspecto importante que deve ser analisado cuidadosamente, porque pode significar o acréscimo de importantes informações tafonômicas.

A composição taxonômica de uma concentração fossilífera, pode ser *monotípica* ou *politípica*, se composta por um único tipo de esqueleto ou por vários tipos de esqueleto. Uma concentração monotípica pode, entretanto, ser poliespecífica, se formada, por exemplo, somente por conchas de braquiópodes de diferentes espécies. Por outro lado, toda concentração monoespecífica é obrigatoriamente monotípica.

Existe, porém, muita confusão no emprego dos termos anteriormente citados, em especial para tafocenoses compostas por invertebrados. Por exemplo, uma concentração formada exclusivamente por gastrópodes e bivalves é uma concentração monotípica, uma vez que é constitu-

ida apenas por conchas de moluscos? Não, de acordo com a classificação de Speyer e Brett (1988), para os diferentes tipos de esqueletos de invertebrados. De acordo com esta classificação, cinco categorias diferentes são reconhecidas.

Os esqueletos *maciços* ou *arborescentes* são encontrados nos corais (rugosa, tabulata) e nos briozoários (trepostomata, cryptostomata). O esqueleto presente nos graptozoários constitui outro importante exemplo de esqueleto arborescente. Moluscos bivalves, braquiópodes, ostracodes e conchostráceos possuem esqueleto *bivalve*, enquanto que os gastrópodes, cefalópodes e escafópodes têm esqueleto *univalve*. Já os equinodermas (crinóides, blastóides, equinóides ofiuróides) possuem esqueleto do tipo *multielemento*.

As concentrações fossilíferas formadas por acúmulos de apenas um tipo de esqueleto (concentração monotípica) apresentam grande valor tafonômico ou paleoecológico, pois refletem na maioria das vezes mortalidade em massa, condições de alto “estresse” ambiental, de intensa seleção hidrodinâmica ou preservação diferencial, durante o processo de diagênese. Contrariamente, uma baixa seleção hidrodinâmica pode levar à formação de uma concentração politípica e poliespecífica.

Em concentrações fossilíferas de vertebrados, o caráter monotípico de muitas ocorrências é igualmente resultado de mortalidade em massa. Por exemplo, a natureza monotípica das concentrações esqueléticas encontradas nas fácies fluvial meandrante da Formação Judith River (cretáceo de Alberta/Canadá), as quais contêm grandes concentrações de ossos de dinossauros (ceratossauros) é explicada da seguinte maneira: os ceratossauros viviam em manadas muito grandes, nas áreas correspondentes às planícies de inundação do sistema fluvial que gerou a Formação Judith River. Essas manadas, ao tentarem atravessar os rios, em época de cheia, talvez levadas pelo pânico na situação de nível d'água crescente, sofriam baixas consideráveis. Os animais morriam nas águas e encalhavam nas margens, onde eram temporariamente expostos e retrabalhados até serem definitivamente incorporados aos sedimentos das barras fluviais (Wood e colaboradores, 1988). Mecanismo semelhante parece ser responsável pela origem de concentrações monotípicas de mamíferos eocênicos do Wyoming (Estados Unidos) (Turnbull e Martill, 1988).

# Tafonomia e estratigrafia

## Introdução

Conforme pode ser visto até aqui, a tafonomia é uma ciência histórica que tem como objetivos básicos a elucidação dos processos físicos, químicos e biológicos que levaram, através do tempo, à formação das concentrações fossilíferas. Como já referido, muitos destes processos contribuem para que a informação contida nas concentrações fossilíferas (= retrato de morte) sejam distorcidas do chamado retrato de vida (comunidade original). Desta forma, um dos objetivos da análise tafonômica é a identificação dos fenômenos e a quantificação dos tendenciamentos introduzidos pelos processos intrínsecos e extrínsecos responsáveis pela gênese das concentrações fossilíferas.

Os processos e eventos estudados pela tafonomia são, na sua grande maioria, os mesmos que atuam na formação de um depósito sedimentar, sendo que sua natureza, intensidade e frequência, controlam tanto a formação das camadas sedimentares, como o acúmulo de restos orgânicos.

Desta forma, na base epistemológica da análise tafonômica está a análise estratigráfica. Muitos dos modelos atualmente empregados pela paleontologia (biozoneamentos, extinção em massa *versus* extinção *step-wise*, intervalos de confiança, equilíbrio pontuado) requerem e usam conhecimento estratigráfico, estando fundamentados na distribuição dos fósseis nas rochas sedimentares.

Assim, *qualquer mudança significativa no pensamento ou paradigma da estratigrafia afeta o pensamento paleontológico* e, em especial, o tafonômico.

Por exemplo, há muito sabe-se que o registro sedimentar com seus hiatos e superfícies de condensação temporal pode mascarar, obliterar ou realçar o registro fossilífero. Assim, o conhecido efeito Signor-Lipps postula que qualquer evento paleobiológico rápido, tal como um pulso

ida apenas por conchas de moluscos? Não, de acordo com a classificação de Speyer e Brett (1988), para os diferentes tipos de esqueletos de invertebrados. De acordo com esta classificação, cinco categorias diferentes são reconhecidas.

Os esqueletos *maciços* ou *arborescentes* são encontrados nos corais (rugosa, tabulata) e nos briozoários (trepostomata, cryptostomata). O esqueleto presente nos graptozoários constitui outro importante exemplo de esqueleto arborescente. Moluscos bivalves, braquiópodes, ostracodes e conchostráceos possuem esqueleto *bivalve*, enquanto que os gastrópodes, cefalópodes e escafópodes têm esqueleto *univalve*. Já os equinodermas (crinóides, blastóides, equinóides ofiuróides) possuem esqueleto do tipo *multielemento*.

As concentrações fossilíferas formadas por acúmulos de apenas um tipo de esqueleto (concentração monotípica) apresentam grande valor tafonômico ou paleoecológico, pois refletem na maioria das vezes mortandade em massa, condições de alto “estresse” ambiental, de intensa seleção hidrodinâmica ou preservação diferencial, durante o processo de diagênese. Contrariamente, uma baixa seleção hidrodinâmica pode levar à formação de uma concentração politípica e poliespecífica.

Em concentrações fossilíferas de vertebrados, o caráter monotípico de muitas ocorrências é igualmente resultado de mortandade em massa. Por exemplo, a natureza monotípica das concentrações esqueléticas encontradas nas fácies fluvial meandrante da Formação Judith River (cretáceo de Alberta/Canadá), as quais contêm grandes concentrações de ossos de dinossauros (ceratossauros) é explicada da seguinte maneira: os ceratossauros viviam em manadas muito grandes, nas áreas correspondentes às planícies de inundação do sistema fluvial que gerou a Formação Judith River. Essas manadas, ao tentarem atravessar os rios, em época de cheia, talvez levadas pelo pânico na situação de nível d'água crescente, sofriam baixas consideráveis. Os animais morriam nas águas e encalhavam nas margens, onde eram temporariamente expostos e retrabalhados até serem definitivamente incorporados aos sedimentos das barras fluviais (Wood e colaboradores, 1988). Mecanismo semelhante parece ser responsável pela origem de concentrações monotípicas de mamíferos eocênicos do Wyoming (Estados Unidos) (Turnbull e Martill, 1988).

# Tafonomia e estratigrafia

## Introdução

Conforme pode ser visto até aqui, a tafonomia é uma ciência histórica que tem como objetivos básicos a elucidação dos processos físicos, químicos e biológicos que levaram, através do tempo, à formação das concentrações fossilíferas. Como já referido, muitos destes processos contribuem para que a informação contida nas concentrações fossilíferas (= retrato de morte) sejam distorcidas do chamado retrato de vida (comunidade original). Desta forma, um dos objetivos da análise tafonômica é a identificação dos fenômenos e a quantificação dos tendenciamentos introduzidos pelos processos intrínsecos e extrínsecos responsáveis pela gênese das concentrações fossilíferas.

Os processos e eventos estudados pela tafonomia são, na sua grande maioria, os mesmos que atuam na formação de um depósito sedimentar, sendo que sua natureza, intensidade e frequência, controlam tanto a formação das camadas sedimentares, como o acúmulo de restos orgânicos.

Desta forma, na base epistemológica da análise tafonômica está a análise estratigráfica. Muitos dos modelos atualmente empregados pela paleontologia (biozoneamentos, extinção em massa *versus* extinção *step-wise*, intervalos de confiança, equilíbrio pontuado) requerem e usam conhecimento estratigráfico, estando fundamentados na distribuição dos fósseis nas rochas sedimentares.

Assim, *qualquer mudança significativa no pensamento ou paradigma da estratigrafia afeta o pensamento paleontológico* e, em especial, o tafonômico.

Por exemplo, há muito sabe-se que o registro sedimentar com seus hiatos e superfícies de condensação temporal pode mascarar, obliterar ou realçar o registro fossilífero. Assim, o conhecido efeito Signor-Lipps postula que qualquer evento paleobiológico rápido, tal como um pulso

de extinção, pode aparecer como gradual no registro fóssilífero devido ao problema de amostragem (Signor e Lipps, 1982). De maneira similar, um hiato estratigráfico pode amplificar a intensidade aparente de um evento de extinção, condensando o tempo do último aparecimento de um táxon que se extinguiu ao longo de um grande intervalo de tempo (Bambach e Gilinsky, 1988). Kowaleswski (1996) fala em tafocenoses super-representadas (*overcompleteness*) para os casos em que os processos sedimentares resultam em amalgamento de depósitos (= eventos) e fósseis, de modo que vários eventos geológicos-paleobiológicos, separados no tempo, parecem como um evento único.

Este aspecto foi detalhadamente estudado por Simões e Kowalewski (1998) que demonstraram que algumas concentrações fóssilíferas do permiano da Bacia do Paraná, Formação Corumbataí, as quais são representadas por arenitos bioclásticos (tempestito proximal), com cerca de 30cm de espessura, ricos em conchas de moluscos bivalves, são formadas por, pelo menos quatro unidades microestratigráficas distintas e, desta forma, representando o registro do acúmulo de restos esqueléticos num intervalo de tempo da ordem de  $10^2$  a  $10^4$  anos, considerando-se exemplos cenozóicos similares (Simões, 1998; Simões e Kowalewski, 1998).

De fato, a influência dos controles estratigráficos sobre a assinatura fóssilífera das sucessões sedimentares é inegável e tem recebido cada vez mais atenção. Isso ocorre porque a estratigrafia tem passado por notável modificação nos seus modelos e pensamentos. No sentido de Kuhn (1963), pode-se falar em *revolução científica*: o modelo estratigráfico anterior, fortemente embasado na estratigrafia formal da chamada “trindade santa” lito-bio-crono-estratigrafia, tem, nos últimos vinte anos, dado lugar a um modelo mais dinâmico, prático (no sentido de ferramenta de trabalho) e universalmente aplicável, desde a escala de camada até a de sequência deposicional. Esse modelo ou paradigma é o da *estratigrafia de seqüências*, cujo embrião foi constituído pelos trabalhos de pesquisadores da *Exxon Research Company* na década de 1970 (Payton, 1977) e sobremaneira desenvolvida no final dos anos 80 (Wilgus e colaboradores, 1988).

O presente capítulo visa introduzir o leitor nesta nova conceituação em estratigrafia e discutir alguns exemplos de suas inter-relações e aplicabilidade nos estudos tafonômicos.

## O modelo fundamental da estratigrafia de seqüências

A estratigrafia clássica tinha como objetivo central descrever e empilhar as rochas de uma área de estudo, sem maiores preocupações com a gênese dos estratos ou com o mecanismo controlador da deposição. Embora as grandes descontinuidades do registro sedimentar estivessem mapeadas e o caráter episódico e cíclico da sedimentação fosse conhecido (Sloss e colaboradores, 1949; Wheeler, 1958), a estratigrafia se movia dentro do paradigma do empilhamento e da denominação. Uma bacia era bem conhecida se tivesse um padrão de empilhamento definido e formalmente denominado, não importando se para cada região estudada diversas colunas estratigráficas existissem, algumas, às vezes, tão diferentes que chegavam a ser antagônicas. Para a Bacia do Paraná, por exemplo, foram publicadas até 1974, aproximadamente 25 colunas estratigráficas diferentes, com uma confusão de denominações e nenhuma esperança de consenso ou solução.

O cerne da moderna estratigrafia de seqüências é o reconhecimento do papel de cada fator que influi na sedimentação (clima, tectônica, eustasia) e tem, portanto, como objetivo estudar e entender o mecanismo e as causas da ciclicidade na gênese das seqüências deposicionais.

O ano de 1977 marca o advento da estratigrafia dinâmica e o início do fim da *layer-cake stratigraphy*, quando geólogos da Exxon publicaram uma série de artigos resgatando idéias antigas sobre as seqüências estratigráficas e apresentaram, através da ferramenta da sísmica de alta resolução, uma revolucionária metodologia capaz de reconhecer e mapear seqüências de diferentes ordens de grandeza (Payton, 1977). Para a escola da Exxon, o controle de geração das seqüências, como pacotes sedimentares delimitados por discordâncias era a eustasia global e suas variações, e com isso era apresentada como hipótese de trabalho que as seqüências seriam globalmente correlacionáveis porque o fator controlador seria um fenômeno global.

A reação contrária não tardou a ser esboçada e uma segunda escola de pensamento emergiu com um conceito diferente, desenvolvi-



do e defendido por autores como Pitman (1978), Watts (1982), Hubbard e colaboradores. (1985) e Miall (1986): a tectônica e não a eustasia é o fator responsável pela geração das discordâncias. Essa polêmica se estendeu por toda a década de 1980, a despeito da fenomenal coletânea de trabalhos lançada pela escola eustasista em 1988 e marcando o nascimento oficial da estratigrafia de seqüências (Wilgus e colaboradores, 1988). Só mais recentemente ambas as escolas convergiram para uma espécie de teoria de consenso: tanto tectônica quanto a eustasia geram discordâncias e são, portanto, fatores controladores básicos e que conferem, junto com o fator clima, a chamada assinatura a uma bacia sedimentar (Vail e colaboradores, 1991; Posamentier e Allen, 1994).

Assim, a discussão atual deixou um pouco o enfoque da eustasia e suas curvas de variação para dar mais atenção ao *conjunto* de fatores que controlam a sedimentação, sem priorizar determinado fator ou forçar correlações globais ou mesmo regionais. O importante, na moderna estratigrafia de seqüências, é reconhecer o papel de cada fator – clima, tectônica e eustasia – estudar e entender seu mecanismo e as causas de sua ciclicidade. Como destacam Posamentier e Allen (1994) na introdução da obra já citada: *sequence stratigraphy is a tool and not a template*, e complementa: *rocks do not care...*<sup>1</sup>

A metodologia básica desta nova maneira de fazer estratigrafia continua tendo como pedra fundamental a *fácies*, mas a maneira de agrupar e empilhar associações faciológicas difere fundamentalmente em relação aos procedimentos tradicionais da estratigrafia de Bolo de Camadas. Uma seqüência é gerada ao longo de um ciclo de variação relativa do nível do mar (origem tectônica, eustática ou ambos), compreendida entre duas sucessivas quedas. As fases de mar baixo, de transgressão e de mar alto geram associações de fácies diferentes e características, chamadas de tratos de sistemas. Esses tratos, por sua vez, são constituídos de parasseqüências, que são pacotes sedimentares gerados por oscilações de maior ordem no nível. O padrão de empilhamento (progradacional, aggradacional ou retrogradacional) dos conjuntos de parasseqüências, junto com a devida interpretação das

<sup>1</sup> Algo como “a estratigrafia de seqüências é uma ferramenta, não um padrão/esquema... as rochas não se importam...”

fácies, permite, na prática, o reconhecimento e a delimitação dos tratos de seqüências. Portanto, cada seqüência comporta um número determinado de parasseqüências e pode ser dividido em três tratos de sistemas: o de mar baixo, o transgressivo e o de mar alto. Cada seqüência, por sua vez, pode conter seqüências menores, isto é, de maior ordem, e em tese essa subdivisão pode ser continuada até o nível de lâmina como entidade deposicional autônoma e delimitada por hiatos, constituindo um autêntico exemplo da geometria de fractais.

Em um livro de tafonomia não há espaço para detalhar assuntos como o da estratigrafia de seqüências, mas é preciso destacar que a nova visão estratigráfica tem implicações diretas e fundamentais na maneira de conduzir a análise tafonômica. Portanto, recomenda-se veementemente aos candidatos a tafônomo que se familiarizem com os rudimentos da moderna estratigrafia. Exemplo disto, é que a maior parte dos trabalhos tafonômicos, entendendo-se como tais, aqueles que apareceram na década de 1990, tem um forte componente de estratigrafia de seqüências (Brett, 1995). Exemplos disto serão discutidos em seguida, através da apresentação de alguns casos-chave de aplicação de conceitos estratigráficos na análise tafonômica.

### A distribuição estratigráfica dos fósseis – o trabalho de S. M. Holland

A questão da distribuição de fósseis dentro do arcabouço estratigráfico e seus controles deve ser reavaliada sob a óptica da estratigrafia de seqüências. Essa é a hipótese de trabalho inicialmente apresentado por Holland em 1995 e desenvolvido em trabalhos posteriores (Holland, 1995b, 2000). **O procedimento metodológico e os resultados são interessantes de serem discutidos porque representam bem o significado e a importância que o conhecimento estratigráfico têm para o tafônomo.**

O autor apresenta uma série de quatro modelos para a distribuição de fósseis, modelos com diferentes passos de crescente complexidade, simulando a distribuição de táxons hipotéticos ao longo de 4 milhões de anos, com incrementos temporais de cinquenta mil anos.

A figura 43 mostra os parâmetros arbitrados para os três modelos iniciais. O modelo 1 resulta de uma probabilidade de coleta de 100%, ao assumir que nenhum fator ambiental influencia na preservação (Figura 43A). Holland usa como exemplo a profundidade d'água. Já o modelo 2, assume uma probabilidade de coleta menor, mas ainda independente de fatores ambientais (Figura 43B) e, finalmente, no modelo 3 a probabilidade de coleta de algum táxon é dado por uma curva normal de Gauss, no que diz respeito a fatores ambientais, no caso profundidade da água (Figura 43C). O modelo 3 trabalha com controle do registro pela profundidade d'água, ao introduzir a simulação de uma superfície de inundação no meio da sucessão sedimentar, ou seja, introduz no modelamento o controle do registro paleontológico pelos limites de parassequências.

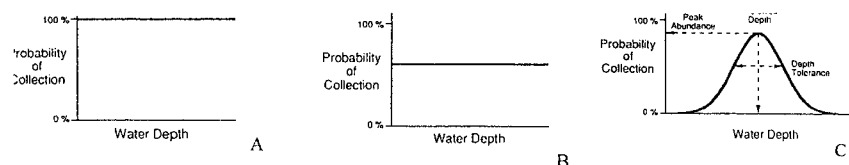


Figura 43 – Parâmetros arbitrados para cada os três modelos iniciais de Holland (1995): a) probabilidade de coleta constante e máxima, b) probabilidade inferior ao máximo mas ainda sem controle ambiental e c) distribuição da probabilidade de coleta com controle faciológico representado pela variação da profundidade d'água (modificado de Holland, 1995).

Por sua vez, o quarto e último modelo incorpora outros parâmetros da estratigrafia de seqüências (eventos de variação do nível relativo do mar e geração de limites de seqüências). Portanto, enquanto o primeiro modelo é básico e ignora efeitos de amostragem e controle estratigráfico, o último incorpora essas variáveis, conforme segue:

#### *Modelo 1 - Sem controle faciológico ou efeito de amostragem*

É o modelo de simulação mais simples, assumindo que, se um táxon existiu, ele será preservado. Graficamente esse modelo mostra uma abundância de constante (probabilidade de coleta  $PC = 100\%$ ), em relação à profundidade da água (pA), utilizada para sumarizar o ambiente deposicional. Assim, PC não muda com as mudanças no ambi-

ente deposicional (pA), como pode ser visto na figura 43A. Qualquer táxon que existiu será integralmente preservado.

Para demonstração do modelo, o autor realizou uma simulação com 50 táxons, cujo tempo de surgimento e extinção foram determinados aleatoriamente. A figura 44A, mostra como o modelo 1 simulou a distribuição dos fósseis em função dos parâmetros adotados. Como não havia efeito de amostragem ou controle estratigráfico, a distribuição dos fósseis combina perfeitamente com a duração real dos táxons, não ocorrendo lacunas na distribuição de nenhum deles.

Esta situação evidentemente hipotética serve apenas como ponto de partida para incrementar o modelo através da alteração ou inclusão de variáveis.

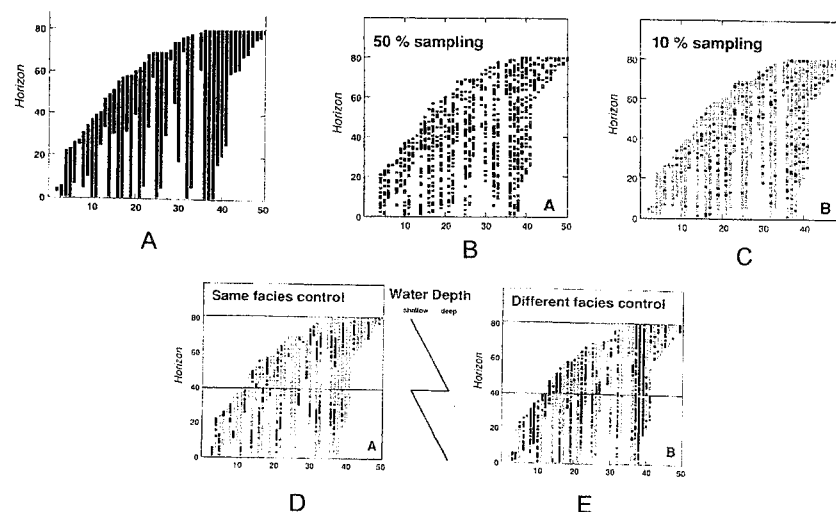


Figura 44 – Distribuição estratigráfica produzida por modelamento: A) probabilidade de coleta constante e máxima, B) probabilidade de 50% e C) de 10%, em que fica evidente que em função das lacunas alguns taxon ficarão difíceis de serem encontrados. Em D é mostrada a distribuição do registro com modelamento de duas parassequências e a distribuição de táxons com mesma abundância de pico e tolerância de profundidade. Em E mostra-se as mesmas duas parassequências e a distribuição de táxons que deferem quanto aos atributos ambientais mencionados. Discussão no texto (modificado de Holland, 1995).



#### *Modelo 2 - Com efeito de amostragem, sem controle faciológico*

Neste modelo simula-se a distribuição sob efeito de amostragem, para torná-lo mais realista, ou seja, admite-se probabilidades de coleta inferiores a 100 % (Figura 43B). Admite-se que um táxon, se existiu, há alguma possibilidade que ele tenha sido preservado, mas a PC de 50% independente do ambiente (pA) vai produzir um registro com diversas lacunas, como mostra a figura 44B. As lacunas existem porque no caso de amostragem inferior a 100%, não haverá a preservação da totalidade dos táxons e a abrangência temporal registrada pode ser muito menor do que o tempo real de existência dos táxons. As primeiras e últimas aparições dos táxons são, nesse caso, apenas uma aproximação dos tempos de surgimento e extinções verdadeiras. Modelando uma probabilidade de coleta de 10 %, o efeito produzido pelas lacunas torna-se ainda mais evidente (Figura 44C).

#### *Modelo 3 - Com efeito de amostragem, com controle faciológico*

Incremento do modelo anterior, esse admite que a distribuição dos táxons é controlada pela faciologia e pela ciclicidade das parassequências, unidades deposicionais delimitadas por superfícies de inundação (Van Wagoner e colaboradores, 1988). A probabilidade de coleta (PC), neste modelo, não é mais linear mas depende do ambiente (pA), já que a maioria dos táxons são mais abundantes em um determinado nível de uma variável ambiental (salinidade, profundidade). A relação abundância *versus* ambiente tem sido modelada pelos ecólogos teóricos como uma curva de Gauss (Whittaker, 1970), relação que é adotada pelo modelo 3 e referida na figura 43C. A abundância de qualquer táxon pode ser descrita em termos de três parâmetros: profundidade preferida, tolerância de profundidade e pico de abundância. A profundidade preferida corresponde à profundidade da água ideal onde o táxon é abundante e ficará, em teoria, abundantemente preservado; a tolerância de profundidade corresponde à sensibilidade do táxon diante da variação de profundidade, e é obtida medindo-se o desvio-padrão da curva. A abundância de pico, por sua vez, representa a abundância na profundidade preferida.

Determinadas essas variáveis, Holland (1995) introduziu a variação na profundidade da água através da simulação de uma inunda-

ção, separando as duas parassequências idênticas mostradas na figuras 44D e E.

Quando se assume que todos os táxon compartilham da mesma abundância de pico e de profundidade preferida, o controle faciológico é extremamente evidente (Figura 44D): o limite de parassequência fica no meio de uma zona onde a maioria dos taxa desaparece, sendo que alguns (táxon 39, 40) aparecem novamente apenas no topo da sucessão sedimentar modelada.

Quando a simulação assume que todos os taxa diferem quando aos atributos de abundância de pico e profundidade preferida (o que mais se aproxima da realidade) nota-se que a distribuição e o registro desses taxa continuam sendo controlados pela estratigrafia (Figura 44E): alguns taxa desaparecem próximo do limite de parassequência, outros ficam abundantes. Isso demonstra que o registro paleontológico não pode ser interpretado adequadamente sem conhecer o arcabouço estratigráfico, porque pode-se incorrer no erro de interpretar aparecimento ou desaparecimento de algum táxon como sendo resultado de um evento evolutivo ou de extinção, quando na verdade o controle sobre o registro é sedimentar.

Portanto, pode-se concluir pelo modelamento apresentado que a distribuição dos fósseis mostra muitas lacunas, porque os táxons ocorrem, preferencialmente, nas fácies que materializam as condições ambientais requeridas para o seu melhor desenvolvimento. O desaparecimento de um táxon, se ocorrer dentro da parassequência, pode estar representando sua extinção de fato; se o desaparecimento ocorrer no limite de parassequências, pode estar registrando o controle faciológico e não uma extinção verdadeira.

#### *Modelo 4 - Com controle da seqüência deposicional*

Agora o arcabouço estratigráfico da estratigrafia de Sequências é totalmente incorporado, ou seja, tanto os eventos de queda do nível do mar que geram os limites de seqüências, quanto as subidas que geram as superfícies transgressivas delimitadoras dos tratos de sistemas. Holland (1995) simulou duas seqüências de 3.5 milhões de anos, com um trato de mar baixo não-deposicional, um trato transgressivo com duas parassequências e um trato de mar alto com seis parassequências (Fi-

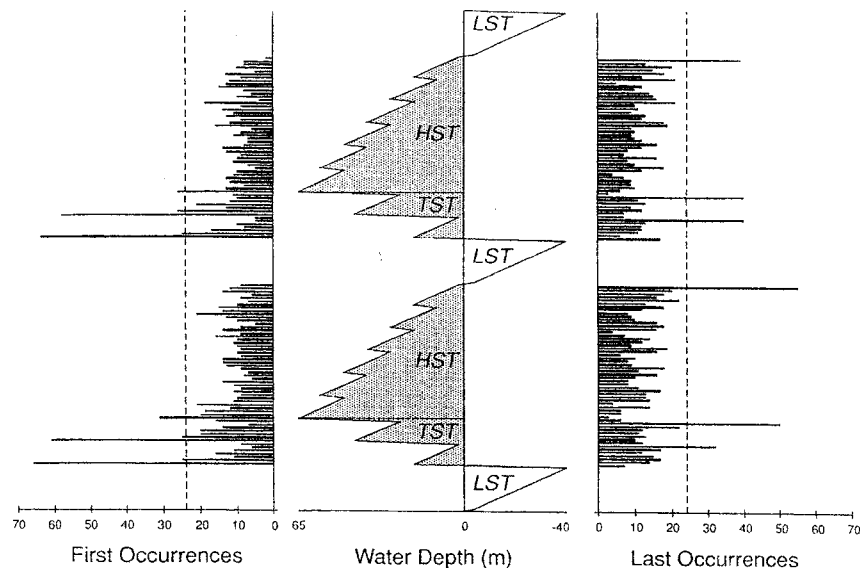


Figura 45 – Resultado da simulação pelo modelo 4 de Holland (1995): primeiras e últimas ocorrências de taxa apresenta nítido controle estratigráfico.

gura 45). O incremento temporal, tal qual nos modelos anteriores, é de cinquenta mil anos. Pelos valores adotados, calculou-se que 24 é o limite entre as ocorrências aleatórias e as significativas geológica e paleontologicamente (linha vertical tracejada na figura 45).

Nota-se que os picos de primeiro aparecimento coincidem com o início dos tratos transgressivos, enquanto que os de último aparecimento ocorrem no final dos tratos transgressivos e nos tratos de mar alto. Holland (1995) realizou várias outras simulações com esse modelo, introduzindo um gradiente tafonômico (preservação tendenciosa em favor de determinado ambiente), um gradiente de diversidade e de euriptopia/estenotopia e, em todas as simulações, o controle estratigráfico sobre o padrão de distribuição fossilífera é evidente.

Os poucos estudos que existem sobre esse assunto indicam que o modelo de Holland (1995) é aplicável ao registro fossilífero “real”. O próprio autor aplica o modelo a uma sucessão sedimentar do ordoviciano de Indiana (Estados Unidos), onde o controle estratigráfico parece claro (Figura 46): a distribuição estratigráfica de 230 espécies de invertebrados marinhos não é uniforme nem aleatória, mas apresenta-

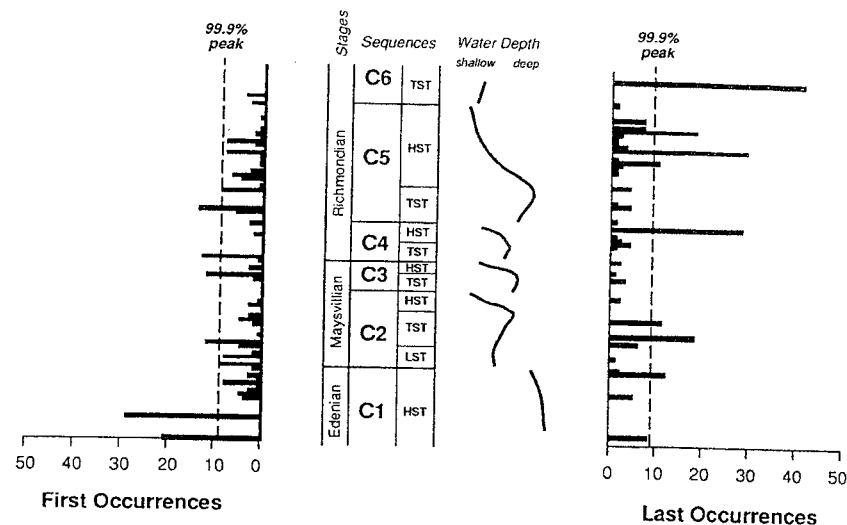


Figura 46 – Primeiras e últimas ocorrências em uma seção neo-ordoviciano em Indiana (Estados Unidos), segundo Holland (1995).

se controlada pelas superfícies de inundação que delimitam os tratos de sistemas das seqüências C1 a C6.

O estudo de Holland é importante por mostrar inequivocamente que o controle estratigráfico existe e que a distribuição de fósseis em uma sucessão sedimentar está longe de ser aleatória ou casual. Outros estudos nessa linha de raciocínio podem ser citados.

O estudo de Wignall (1993) sobre a extinção permotriásica revela que esse grande evento biótico ocorreu em vários pulsos. Interessantemente, todos esses pulsos coincidem com superfícies de inundação em tratos transgressivos. Não se quer discutir ou duvidar da extinção, mas questionar a sua velocidade ou taxa de extinção (= número de gêneros ou famílias que se extinguem por unidade de tempo), ou seja, precisa-se ter em mente que o controle estratigráfico pode realçar ou obliterar um evento biótico porque tendência seu registro preservado no registro sedimentar.

Brett e Baird (1992) pesquisaram uma seção do paleozóico superior de Nova Iorque (Estados Unidos), onde as faunas estudadas revelaram-se relativamente estáveis morfológica e taxonomicamente por períodos muito longos e, rapidamente, passam por grandes modifica-

ções morfológicas e ecológicas. Os níveis onde isso ocorre correspondem às superfícies de inundação de tratos transgressivos.

Em resumo, portanto, o vínculo entre a *assinatura fossilífera*, ou seja, a maneira como fóssil distribui-se na seqüência sedimentar, tem um evidente controle estratigráfico, que deve ser alvo de investigação da pesquisa tafonômica.

### Tafonomia da tafocenose de dinossauros no neocretáceo da Bacia de São Luiz

Como exemplo brasileiro de interpretação tafonômica apoiada nos princípios da estratigrafia de seqüências pode ser citado a ocorrência de ossos de dinossauros e restos de plantas na sucessão neocretácica da Bacia de São Luis, onde a Formação Itapecuru, em sua porção superior, contém pelo menos três níveis fossilíferos associados a arenitos transgressivos. O primeiro nível fossilífero é conhecido na região como “Laje do Coringa”, um conglomerado fossilífero. Os outros dois, sobrepostos na sucessão sedimentar, não têm designação.

O conglomerado da “Laje do Coringa” é composto por clastos quartzosos e de metamorfitos, subangulosos a subarredondados, de até 5cm de diâmetro, imersos em matriz arenosa, onde se encontram também muitos fragmentos subarredondados a arredondados de fósseis, destacando-se troncos silicificados fragmentados e facetados, ossos longos, vértebras e dentes de répteis, além de dentes e escamas de peixes. Alguns fragmentos atingem 20cm de comprimento, havendo, também, muito material ósseo milimétrico. Pelotas de argila com impressões de *equisetales* ocorrem localmente. Domina a fáunula dinossauriana (sauropódes e therópodes). Interessante é o registro de uma forma de tubarão (hibodontiformes) junto com a fauna reptiliana terrestre.

Os fósseis de vertebrados e as plantas terrestres estão preservados na base de barras de marés que formam complexos deltaicos de maré, dentro de um contexto transgressivo.

O fato da Laje do Coringa representar uma tafocenose de composição francamente terrestre poderia indicar uma origem fluvial para as rochas a ela associadas. Pela análise efetuada, demonstra-se que isso não é

verdade, e que o material, sendo preservado dentro de um contexto marinho transgressivo, deve ser altamente alóctone. Evidências para intenso transporte e retrabalhamento existem:

- mistura de elementos ósseos de animais de diferentes habitats (dinossauros quadrúpedes e tubarões)
- grau de fraturamento, incluindo desde ossos centimétricos fraturados até elementos ósseos triturados ao nível de “farinha de osso”, identificável apenas em lâmina delgada;
- desgaste intenso mesmo dos elementos maiores, evidenciado por superfícies de arredondamento;
- superposição de *grupos de Voorhiess* (ossos de diferentes transportabilidades ocorrem no mesmo nível)

Portanto, deve ser buscado um mecanismo que explique como uma tafocenose tipicamente terrestre, a princípio preservada em fácies fluviais ou lacustres, pode ser associado a depósitos de maré e ondas dentro de um contexto marinho transgressivo, e como tal tafocenose pode apresentar sinais evidentes de intenso retrabalhamento.

Pelos conceitos da estratigrafia de seqüência, que trabalha basicamente com variações do nível de base e o padrão de preenchimento sedimentar do espaço criado por essas variações, pode-se interpretar não só a ocorrência da “Laje do Coringa” como os outros conglomerados intraclásticos fossilíferos encontrados naquela área.

Dentro dessa óptica – interpretação tafonômica com apoio na estratigrafia de seqüências – pode-se especular o seguinte: a ocorrência de conglomerados intraclásticos com fósseis terrestres representa um evento de queda do nível de base e geração de um limite de seqüências. Essa afirmação se sustenta porque é a melhor maneira de explicar o caráter profundamente alóctone e retrabalhado das tafocenoses. Dentro de um sistema fluvial não se forma tafocenoses com “farinha de ossos” como observado no conglomerado da Laje do Coringa. Os fósseis daquele local foram aportados de um sítio muito distal em relação ao local onde foram definitivamente soterrados e fossilizados. A única maneira de formar uma ocorrência fossilífera com as características anteriormente listadas é variar o nível de base, quando depósitos aluviais são retrabalhados e transportados em direção à nova linha de costa, que pode estar a dezenas de quilômetros de distância.

Portanto, durante essas quedas, os depósitos fluviais existentes *landwards* ficam em boa parte acima do novo nível de base e são erodi-

dos, vindo a ser depositados mais distalmente, próximo à nova linha de costa instalada pelo recuo e conseqüente estacionamento do nível do mar, formando o complexo deposicional de mar baixo. Durante a transgressão subsequente, esse material é retrabalhado pela ação das ondas, e formam-se superfícies de ravinamento. Dependendo da taxa de subsidência na região considerada, os depósitos flúvio-deltáicos preexistentes são totalmente retrabalhados e transformados em depósitos de ambientes transicionais e marinhos rasos, tais como estuários e lagoas.

Com a repetição do processo, isto é, sucessivas quedas e subidas do nível de base, vão-se intercalar fácies marinhas transgressivas até formar pacotes de dezenas a centenas de metros. Nesses pacotes, cada ciclo regressivo-transgressivo mais importante vai apresentar na base um resíduo transgressivo, que representa os depósitos gerados na queda do nível de base e retrabalhados na subida subsequente. O depósito de *lowstand* não se preserva devido à falta de espaço, sendo seu único vestígio os conglomerados residuais formados por fragmentos de paleovertebrados.

Como a tendência transgressiva vai empurrar a linha de costa cada vez mais *landwards*, em um determinado local, os resíduos transgressivos irão conter material cada vez mais fino, já que a regressão não consegue depositar sedimento continental depois de um certo ponto na bacia. Essa é a razão porque os conglomerados intraclásticos fossilíferos subsequentes ao da Laje do Coringa são mais finos texturalmente, além de conter mais elementos da fauna aquática. Os ciclos regressivos-transgressivos deixam o material terrestre cada vez mais *landwards*, de modo que se pode esperar que em determinado ponto analisado, os resíduos fossilíferos irão apresentar elementos cada vez menores e cada vez mais misturados com fauna marinha e mixo-halina (Holz e colaboradores, 2001).

## O exemplo da tafonomia de palinórfos

Uma abordagem similar à de Holland (1995) está, aos poucos, sendo introduzida no campo da pesquisa em paleopalínologia.

A pesquisa em paleopalínologia sofreu considerável incremento nos últimos anos, quando os pesquisadores deixaram de se preocupar apenas com descrição, identificação e sistemática, e passaram a cuidar

de aspectos tafonômicos, na tentativa de entender melhor a distribuição dos grãos de pólen e esporos e os seus registros nas rochas e nos depósitos sedimentares.

Leblanc (Dias, 1993) foi um dos primeiros a estudar o modo de preservação de palinórfos em ambientes transgressivos e tentar estabelecer as condicionantes tafonômicas para o registro de pólen e esporos. O autor afirma que os grãos de pólen, transportados pelo vento a partir de áreas mais elevadas, podem ter ampla distribuição geográfica, enquanto que esporos e pólen de vegetação de zonas baixas têm distribuição geográfica muito menor. Isto ocorre porque os esporos, por não terem adaptações ao transporte aéreo, dependem de transporte por meio aquoso.

Um dos primeiros trabalhos a vincular explicitamente o modelo da estratigrafia de seqüências à preservação de palinórfos foi o de Gregory e Hart (1992), que estabelece um modelo previsível para o registro palinológico frente às mudanças no nível do mar. Em outras palavras, eles trabalham com a metodologia da estratigrafia de seqüências, estabelecendo um arcabouço cronoestratigráfico e confrontando o registro palinológico com esse arcabouço.

Sumariamente, o modelo pode ser assim apresentado: nos tratos de mar baixo, o registro palinológico é predominantemente composto de formas terrígenas higrófilas até xerófilas, com componentes marinhos minoritariamente presentes; nos tratos transgressivos, a sedimentação é crescentemente traçada na linha de costa e o registro palinológico na plataforma mostra um crescente teor de elementos marinhos e pólen de ambientes mesófilos-xerófilos, os quais podem ser dispersos pelo vento a grandes distâncias, e nos tratos de mar alto, devido à natureza predominantemente prográdante de seus depósitos, as formas marinhas diminuirão e o teor em pólen mostrará uma tendência ao enriquecimento em componentes hidrófilos e higrófilos. Em seu trabalho eles apresentam um resumo do modelo, mostrando uma curva de percentagem de palinórfos terrígenos genericamente esperados nos tratos de mar baixo, transgressivo e de mar alto (Figura 47).

Outro trabalho nesta linha é o de Blondel e colaboradores (1993), usando palinofácies para demarcar superfícies de inundação. Os autores, inclusive, afirmam que na área por eles estudada é difícil de marcar as *maximum flooding surfaces*, nas fácies geradas em ambiente de

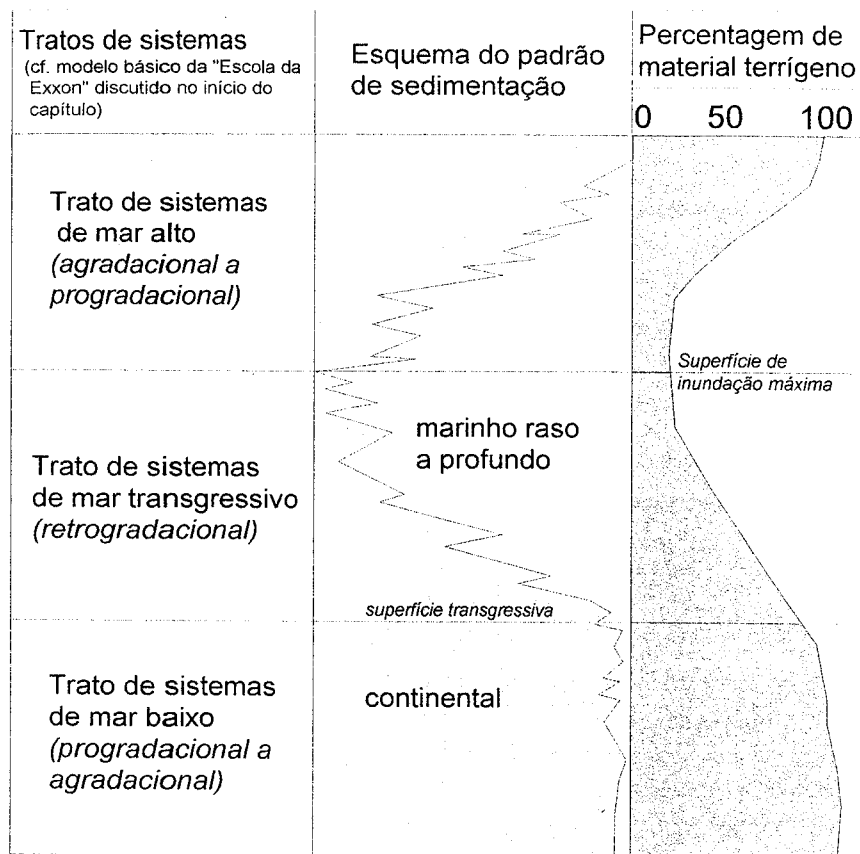


Figura 47 – O modelo preditivo de preservação de palinórfos dentro do modelo básico da estratigrafia de seqüências (redesenhado de Gregory e Hart, 1992).

planície de maré, estuarino e lagunar, mas que o conteúdo palinológico ajuda muito na delimitação de superfícies transgressivas e tratos de sistemas.

Holz e Dias (1998) aplicaram o modelo à ocorrência de palinórfos em uma sucessão do permiano inferior no Nordeste do Rio Grande do Sul, em uma região que geologicamente representa uma parte da borda leste da Bacia do Paraná. Esses autores estudaram o registro palinômórfico de quatro grandes grupos: polens, esporos, al-

gas do gênero *Botryococcus*<sup>2</sup> e formas do grupo *Acrirarcha*,<sup>3</sup> e o correlacionaram com o arcabouço estratigráfico obtido pela metodologia da estratigrafia de seqüências (Holz, 1997). O registro palinômórfico foi plotado na forma de uma curva percentual, tendo ao lado o arcabouço da estratigrafia de seqüências, com o intuito de testar se o registro palinológico é condicionado pelo tratos de sistemas e se as superfícies de inundação (TS e MFS) coincidem com modificações importantes no registro palinológico.

O resultado foi altamente positivo, tendo sido demonstrado o controle das variações do nível relativo do mar sobre o registro de palinórfos em praticamente todas as sondagens estudadas, mostrando que modelos *preditivos*, como o de Gregory e Hart (1992) são válidos e aplicáveis em sedimentitos como os da seqüência estudada. Os autores concluíram que a relação esporo/pólen é indicativa do nível relativo do mar, já que o teor de esporos tende a aumentar significativamente em períodos de mar baixo, enquanto os polens têm seu registro mais significativo nos tempos de mar transgressivo e alto. A figura 48, por exemplo, mostra o comportamento do registro palinológico em um limite de seqüências, evidenciando um grande aumento de esporos e concomitante decréscimo de pólen devido ao *shift* de fácies característico de um limite desse tipo. Já a figura 49 mostra o padrão de curva influenciado pelas superfícies de inundação marinha: o teor de esporos diminui, aumentando o de pólen.

Em síntese, há uma clara correlação entre a distribuição de palinórfos e o arcabouço estratigráfico, de modo que fica evidente que uma análise estratigráfica adequada é essencial para um perfeito entendimento do significado do registro palinológico.

Como conclusão no campo metodológico, Holz e Dias (1998) enfatizam a necessidade de amostrar adequadamente um testemunho de sondagem, pois comumente há a retirada de amostras apenas dos níveis mais pelíticos e escuros possíveis. Tal conduta é desfavorável para estudos tafonômicos, já que a amostragem tendenciosa afeta os resultados. Assim sendo, sugerem eles proceder à amostragem e processamento das amostras após o estabelecimento do arcabouço cronoestratigráfico e depois da

<sup>2</sup> Alga de água doce ou mixohalina.

<sup>3</sup> Forma microplanctônica marinha.

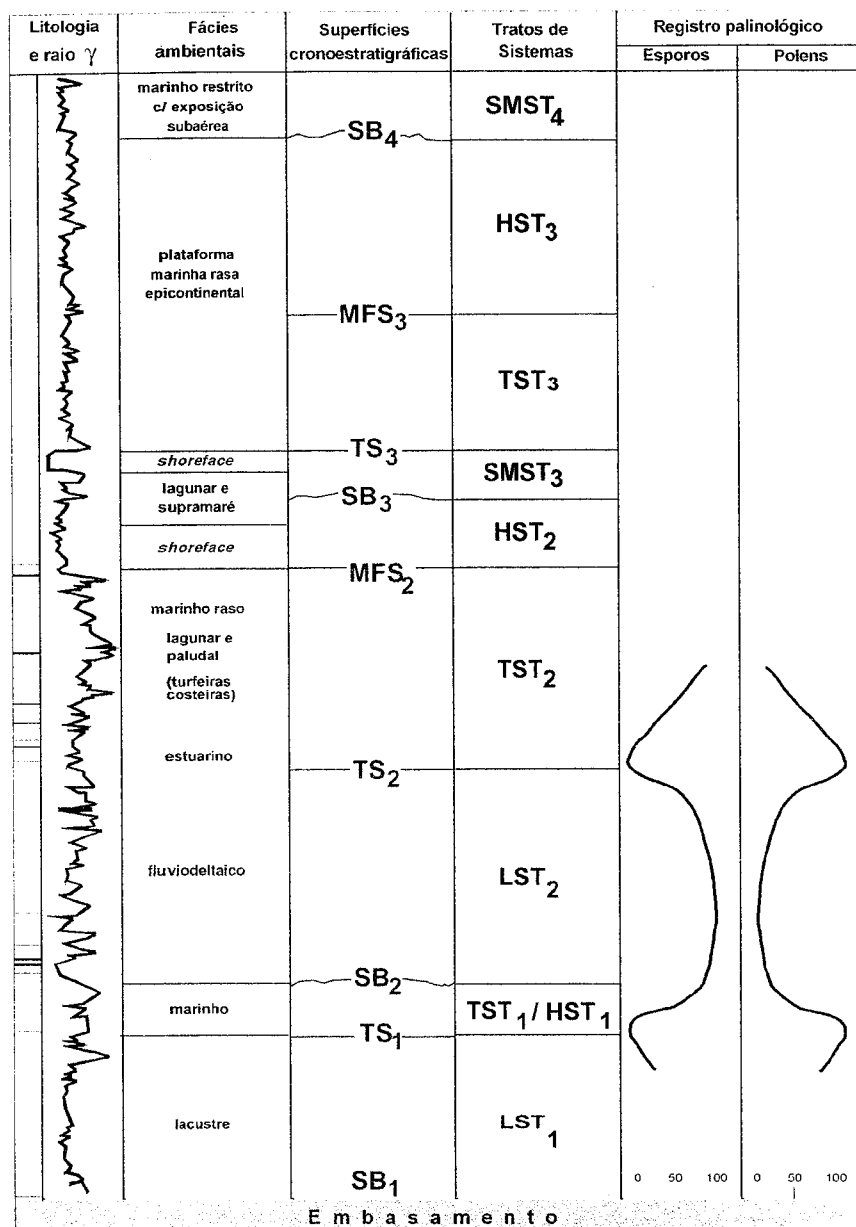


Figura 48 – O registro de palinomorfos na sondagem CA-91. Notar inflexão na curva junto ao limite de sequência identificado como SB2 (Holz e Dias, 1998).

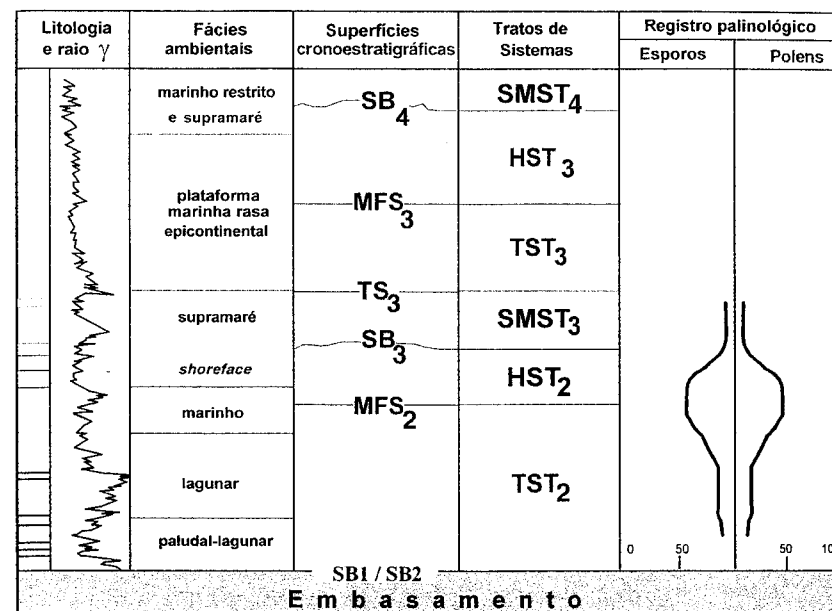


Figura 49 – O registro de palinomorfos na sondagem CA-97. Notar inflexão na curva junto à superfície de inundação máxima identificada como MFS2 (Holz e Dias, 1998).

posse de uma reconstituição paleogeográfica. Deste modo, pode-se orientar a retirada de amostras, possibilitando que os resultados da análise palinológica sejam interpretados à luz do conhecimento faciológico e estratigráfico, com disponibilidade de um arcabouço cronoestratigráfico de pelo menos terceira ordem e bons mapas de reconstituição paleogeográfica dos diferentes intervalos temporais. Os dados palinológicos terão mais significado e podem ser interpretadas mais seguramente.

### O exemplo da tafonomia de coquinas e arenitos bioclásticos do neopaleozóico do grupo passa dois, Bacia do Paraná

Outro exemplo de relações entre a estratigrafia e a tafonomia é fornecido pelo recente estudo de Simões e colaboradores (2000b), que ana-



lisaram quantitativamente as características internas (complexidade interna) e a distribuição estratigráfica das concentrações fossilíferas representadas por coquinas e arenitos coquinóides, dentre outras, no Grupo Passa Dois (formações Serra Alta, Terezina, Corumbataí), permiano, da Bacia do Paraná. Foram analisados os dados tafonômicos, sedimentológicos e estratigráficos de 23 seções geológicas e 32 afloramentos, no Estado de São Paulo, representando os intervalos 1 e 4 do arcabouço lito, crono e bioestratigráfico de Rohn (1994) (Figuras 50 e 51). A análise bioestratigráfica das concentrações fossilíferas, incluindo sua composição, geometria, espessura, distribuição lateral, grau de empacotamento, complexidade interna e as assinaturas tafonômicas, revelou que essas podem ser agrupadas em dois “estilos bioestratigráficos” distintos, denominados por Kidwell (1990) de “estilo arcaico” e “estilo moderno” (Figuras 50 e 51).

Concentrações fossilíferas de “estilo arcaico” compreendem 29,4% das concentrações analisadas, sendo representadas por concentrações pouco espessas, bidimensionais e internamente simples, possivelmente representando tempestitos distais onde as conchas ocorrem dispersas. Interessante notar que estas concentrações são formadas preferencialmente por moluscos bivalves com conchas nacaradas. Já as concentrações de “estilo moderno” predominam no registro examinado (70,6%), sendo representadas por acumulações esqueléticas (coquinas ou arenitos bioclásticos) mais espessas (30-50cm), tridimensionais, internamente complexas e amalgamadas, interpretadas como tempestitos proximais. Nessas predominam as conchas de bivalves mais resistentes (calcíticas).

Aparentemente, a distribuição estratigráfica dos dois grande tipos de concentrações observadas, segundo o arcabouço estratigráfico disponível (veja Rohn, 1994) para o Grupo Passa Dois não é aleatória. Concentrações de “estilo arcaico” são dominantes (100%, n=8) nas litofácies mais distais (Intervalo 1) do Grupo Passa Dois (Formação Serra Alta, base da Formação Corumbataí), enquanto que as concentrações de “estilo moderno” são abundantes nas litofácies mais proximais (formações Terezina e Corumbataí), Intervalos 2 (81,25%, n=13), 3 (100%, n=1) e 4 (88,9%, n=8), sob condições regressivas. O aumento na espessura e complexidade interna nos Intervalos 2 e 4 parece estar associado a mudanças litológicas que refletem mudanças no nível de base das ondas de tempestade, sugerindo que sua origem está primariamente relacionada a fatores físicos (Figuras 50 e 51). Entretanto,

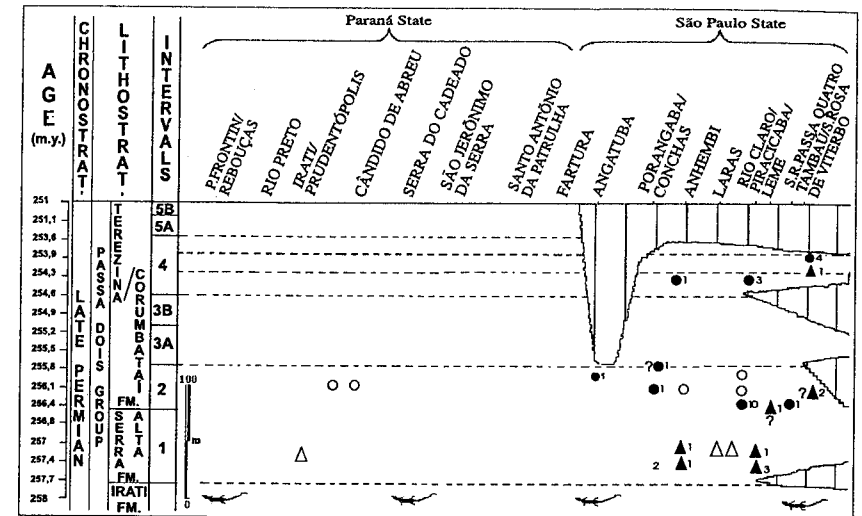


Figura 50 - Distribuição estratigráfica das concentrações fossilíferas do Grupo Passa Dois (modificado de Rohn, 1994), com diferentes estilos bioestratigráficos. Explicação: triângulos, concentrações de estilo arcaico; círculos, concentrações de estilo moderno. Os símbolos em preto representam os dados obtidos no campo, enquanto os símbolos em branco, os derivados da literatura. Os números associados às concentrações fossilíferas representam o número de concentrações fossilíferas em uma dada ocorrência. Concentrações fossilíferas com posição estratigráfica incerta, são marcadas com “?” (Simões e colaboradores, 2000).

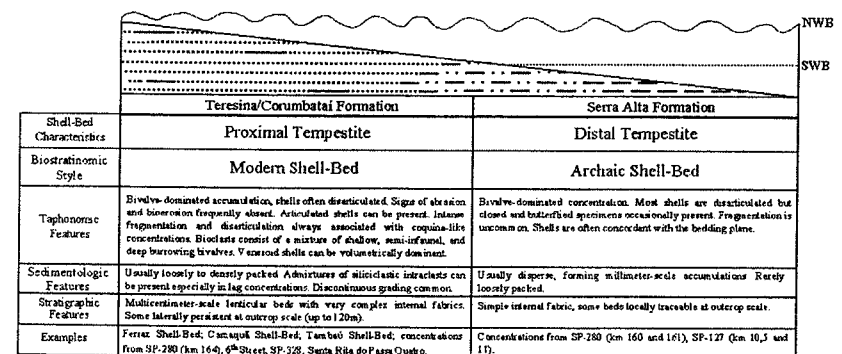


Figura 51 - Distribuição das concentrações fossilíferas de diferentes estilos bioestratigráficos ao longo de um gradiente batimétrico de águas rasas/profundas, no Grupo Passa Dois da Bacia do Paraná (Simões e colaboradores, 2000).

um controle biológico também parece presente, uma vez que as concentrações mais espessas e internamente complexas, características das litofácies de águas rasas, são formadas quase que exclusivamente por conchas calcíticas de moluscos bivalves da infauna.

A pesquisa já mencionada mostra, portanto, que a origem das concentrações fossilíferas (estilo arcaico e moderno) está vinculada a fatores geológicos e biológicos específicos (mudanças no nível do mar, tipo de resto bioclástico), conforme também sugerido por Li e Droser (1997) e Kidwell e Brenchley (1994, 1996). Mais importante ainda é o fato do estudo demonstrar que a transição entre as concentrações de “estilo arcaico” (típicas do paleozóico) e “estilo moderno” (características do mesozóico e cenozóico) (Kidwell e Brenchley, 1994, 1996) deu-se ainda no paleozóico superior e não apenas no mesozóico (Simões e colaboradores, 2000b).

### O exemplo da tafonomia de tempestades de C. Brett e A. Seilacher

A associação entre megaeventos sedimentares e a ocorrência de tafocenoses excepcionalmente ricas, as chamadas *fossil-lagerstätten*<sup>4</sup> – têm sido reconhecida há algum tempo (Speyer e Brett, 1986) e, com o crescente entendimento dos sistemas tempestíticos (Walker e Plint, 1992), parece claro que os eventos de tempestades são responsáveis por boa parte dos registros fossilíferos mais ricos, em especial os chamados depósitos de sufocamento (*obration deposits*), que freqüentemente apresentam tafocenoses compostas por populações inteiras. Alguns raros casos de depósitos de soterramento não associados a tempestades são conhecidos. Exemplos seriam cinzas vulcânicas ou depósitos de rompimento de dique marginal em sistemas fluviais. Em sucessões turbidíticas, por exemplo, eventualmente ocorrências fossilíferas muito ricas podem-se formar. Contudo, a grande maioria das *fossil-lagerstätten* são vinculados a eventos sedimentares gerados por tempestades.

<sup>4</sup> Termo alemão introduzido por A. Seilacher, vide sexto capítulo.

O mecanismo básico de uma tempestade é o seguinte: devido ao gradiente de pressão atmosférica durante a época de tempestade, com a geração de um centro de alta pressão sobre a superfície oceânica, o nível do mar sobe até uma dezena de metros e invade a zona costeira, um fenômeno denominado de invasão costeira (*coastal setup*), que pode durar algumas horas. Em função do gradiente hidráulico causado pela subida das águas, se instala no fundo do mar uma corrente de retorno. Toda a zona costeira assim está sujeita a erosão devido à força das ondas, que remexe o fundo, colocando os sedimentos em suspensão. As correntes de retorno são responsáveis pelo transporte de sedimento da zona litorânea para a plataforma, onde serão distribuídos, os quais são depositados sob ação das ondas de tempestades, formando os “famosos” *tempestitos*, que têm como principal característica a estratificação cruzada truncada de baixo ângulo, mais conhecida por *hummocky cross stratification*. Desta forma, uma tempestade que se abate sobre uma zona litorânea é um evento de erosão na costa, mas também de deposição na área plataformal (Figura 52). Tanto o componente de erosão quanto de deposição tem importância paleontológica.

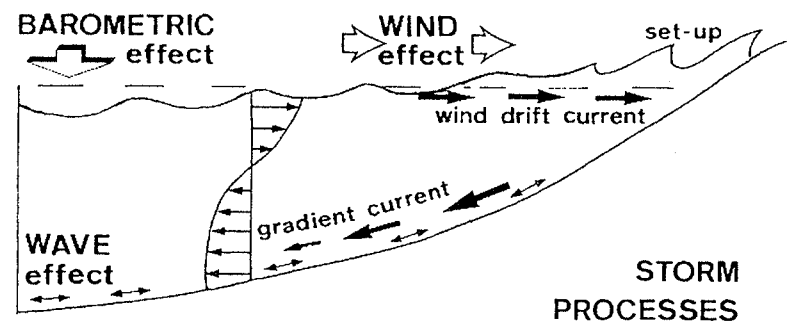


Figura 52 - Esquema explicativo do mecanismo de geração de uma tempestade e dos efeitos de erosão e deposição (Aigner, 1985): o chamado efeito barométrico resulta em gradiente de ar (ventos) que empurra a água para a costa (*coastal setup*). A corrente de retorno resultante leva sedimento da linha de costa para a plataforma.

Os eventos de erosão e deposição durante uma tempestade têm fundamental influência sobre o registro fossilífero na zona litorânea e marinha plataformal. Nas áreas próximas à costa (> 10 km), o sedimento é suspenso e levado pelas correntes, concentrando o material mais pe-



sado, incluindo areias médias a grossas, conchas e ossos densos ou pré-fossilizados, formando pavimentos a moda de coquinas. Nas áreas menos proximais (<10 km), depósitos de soterramento (*obration deposits*) se formam. Nas áreas distais, os sedimentos podem adquirir energia gravitacional suficiente e desenvolver correntes de turbidez, principalmente se a área em questão apresentar um talude deposicional. Desta forma, organismos bentônicos podem ser literalmente surpreendidos pela grande massa de sedimento depositado em curto lapso de tempo (horas) e serem soterrados *in situ*. Brett e Seilacher (1992) relacionam algumas ocorrências famosas – históricas *fossil-lagerstätten* da Europa, a eventos de tempestade, como mostra a figura 53.

Uma das coquinas mais famosas do mundo – do chamado *Muschelkalk* da Europa – modernamente tem a sua gênese explicada em termos de tempestade (Aigner, 1985). O termo “*Muschelkalk*” denomina o triásico médio da Europa, no qual o período foi definido (Brinckmann, 1966). A sucessão triásica naquele continente abrange os clásticos terígenos continentais do *Buntsandstein*, os carbonatos e evaporitos do *Muschelkalk* e os *redbeds* continentais do *Keuper*. No pacote intermediário – *Muschelkalk* – encontram-se pacotes cíclicos de carbonatos bioclásticos, constituídos por valvas desarticuladas e fragmentadas de moluscos bivalves, formando níveis de decímetros de espessura e com típica assinatura sedimentológica de eventos de tempestade (Aigner, 1985), ou seja, são típicos depósitos proximais resultantes de retrabalhamento e retirada de sedimento fino durante tempestades.

Valvas com padrão de empilhamento inverso são atribuídas a zonas mais profundas e fluidização do sedimento por abalos sísmicos. Organismos em posição de vida (*in situ*) e sem sinais maiores de alinhamento por correntes são interpretados como soterrados por sedimentos tempestíticos nas zonas mais distais. Já em fundos pouco oxigenados e abaixo do nível de ação das ondas, as tempestades são sentidas como correntes de turbidez induzidas por tempestades. Essas correntes podem intoxicar o ambiente por retrabalhar a lama fétida do fundo e matar a fauna, resultando em restos fósseis parcialmente desintegrados e alinhados por correntes.

Em síntese, a maioria das ocorrências fossilíferas marinhas são resultado de algum processo episódico de sedimentação. De fato, as coquinas e arenitos bioclásticos da Formação Corumbataí do Estado de São Paulo, parecem corresponder a tempestitos proximais gerados por ondas

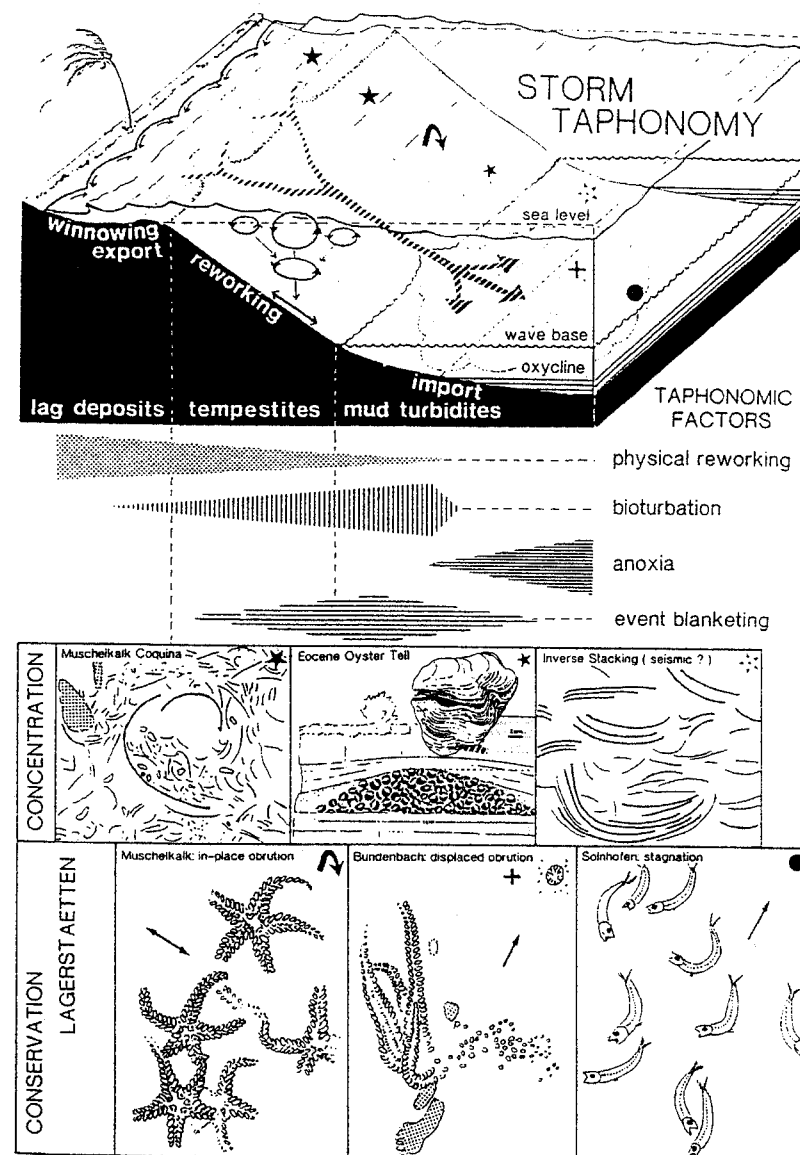


Figura 53 – Tafonomia de tempestades: as ocorrências fossilíferas são explicadas em termos de erosão, retrabalhamento e deposição durante tempestades (Brett e Seilacher, 1992).

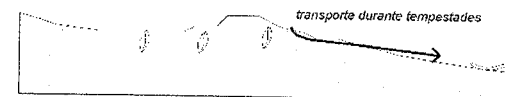
e fluxos de tempestades (Torello e Simões, 1994; Simões e colaboradores, 1994, 1996; Simões, 1996; Simões e Kowalewski, 1998; Torello, 1999). Em muitos casos nos sedimentitos onde tais concentrações fósseis ocorrem há a presença de diques clásticos, interpretados como sistitos (Riccomini, 1995), sugerindo que as ondas responsáveis pela gênese daquelas acumulações esqueléticas estavam associadas a abalos sísmicos. Nota-se, portanto, que para a correta interpretação desse tipo de ocorrência é imprescindível uma análise estratigráfica apurada, demonstrando que tafonomia e estratigrafia devem caminhar juntas.

## O conceito de tafofácies

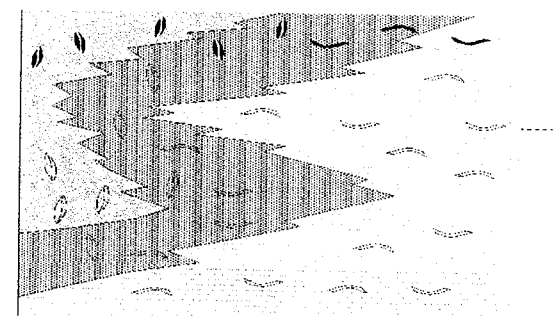
Já foi visto nos capítulos anteriores que muitos estudos demonstraram haver íntima correlação entre os atributos tafonômicos das acumulações esqueléticas e as condições ambientais responsáveis por sua gênese. Neste contexto, o modelo de fácies tafonômicas proposto por Brett e Baird (1986) e Speyer e Brett (1986) fornece uma base conceitual para a avaliação das características ambientais de habitats particulares, tais como, por exemplo, os ambientes marinhos rasos, acima do nível de base das ondas de tempo bom e profundos, abaixo do nível de base das ondas de tempestades, dominados por sedimentação siliciclástica ou carbonática. As fácies tafonômicas podem ser discriminadas com base nas assinaturas tafonômicas quantificáveis, como articulação ou desarticulação das carapaças, fragmentação, abrasão, bioerosão e corrosão, dentre outros (Speyer e Brett, 1988, 1991).

Assim, a tafofácies consiste em uma rocha sedimentar caracterizada por uma particular combinação de feições de preservação dos fósseis contidos, que incluem: orientação, grau de desarticulação, grau de fragmentação, grau de abrasão ou dissolução e disposição espacial (percentagem de valvas com a convexidade para cima). Portanto, o conceito de tafofácies é relacionado apenas ao aspecto tafonômico e não deve ser confundido com outros termos e conceitos. Tafofácies não equivale a biofácies, porque não é delimitada pelo tipo de táxon ou associação de táxons ocorrentes, e também não é uma litofácies, porque não é delimitada pelos atributos sedimentológicos e estruturais das rochas encaixadas.

A - Situação paleoambiental (sistema de barreiras litoraneas): bivalves ocorrem em posição de vida na área da laguna e do shoreface proximal; bivalves desarticulados ocorrem na área de shoreface inferior e offshore.



B - sucessão faciológica resultante de um ciclo trans-regressivo: no decorrer do tempo geológico, as fácies se deslocam para a bacia (progradação) e, na regressão, para o continente (=retrogradação). No caso da figura ocorreu uma progradação (até o nível 1), seguido de uma retrogradação (até o nível 2), seguido de nova progradação.



DESCRIÇÃO E INTERPRETAÇÃO DAS FÁCIES E DE SEU CONTEÚDO FOSSILÍFERO

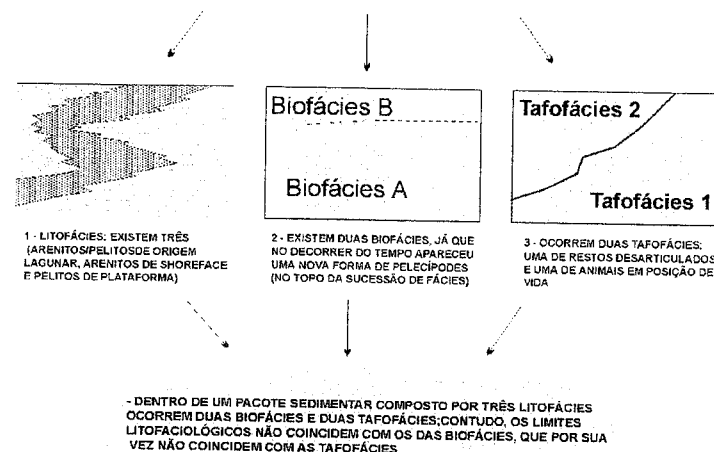


Figura 54 - Esquema explicativo do conceito de tafofácies: a delimitação desta não ocorre em função do tipo de sedimento ou da distribuição dos taxa, mas unicamente em função dos atributos tafonômicos.

xantes. A tafofácies é uma entidade autônoma e desvinculada de quaisquer atributos que não sejam tafonômicos (Figura 54).

Deste modo, duas litofácies podem conter a mesma tafofácies ou vice-versa, embora algumas tafofácies sejam caracteristicamente vinculadas a determinadas fácies. Por exemplo, uma coquina (tafofácies de conchas desarticuladas e fragmentadas) geralmente é encontrada em fácies de tempestitos. Sistemas deposicionais com facio-logia complexa costumam apresentar muitas tafofácies, como é o caso do sistema fluvial. Em função dos diferentes processos de transporte e sedimentação nos variados subambientes (canal, margem de canal, *crevasse splay*, planície de inundação *latu sensu*), uma variada gama de tafofácies pode ser gerada.

Speyer e Brett, em seu clássico trabalho de 1986 sobre a tafonomia de trilobitas do Grupo Hamilton (devoniano de Nova Iorque/Estados Unidos), reconhecem nove tafofácies condicionadas pelo regime de sedimentação (soterramento rápido *versus* lento), bioturbação e eventos de retrabalhamento (Figura 55). As tafofácies 1A e 1B indicam uma história tafonômica envolvendo acumulações e retrabalhamento por períodos muito longos, dentro de um ambiente perto da costa. As tafofácies 2A e 2B têm como controlador básico a bioturbação, as tafofácies 3A e B são produtos de acúmulo de restos de trilobitas em áreas de baixa taxa de sedimentação e sob ação de necrófagos, e as tafofácies 4A e B representam acúmulos em águas mais profundas, sob alta taxa de sedimentação. Os autores concluem que o detalhamento do estudo tafonômico fornece critérios para estimar taxas de sedimentação e batimetria, já que o arcabouço de tafofácies constitui uma ferramenta adicional importante para a análise dos processos sedimentares e entendimento das fácies e seqüências deposicionais.

Woods e colaboradores (1988) apresentam um estudo tafonômico muito completo da Formação Judith River (cretáceo do Canadá), no qual reconhecem cinco modos tafonômicos de preservação dentro de duas tafofácies, cuja gênese é explicada em função dos mecanismos deposicionais atuantes no sistema fluvial meandrante responsável pelos sedimentos da referida formação (Figura 56): os fosséis de *Styracosaurus* e *Centrosaurus*, dinossauros terrestres, ocorrem de diversas formas, desde esqueletos inteiros e relativamente articulados até elementos isolados. Os autores reconhecem três tipos de *bone-beds* nas rochas estudadas: um de

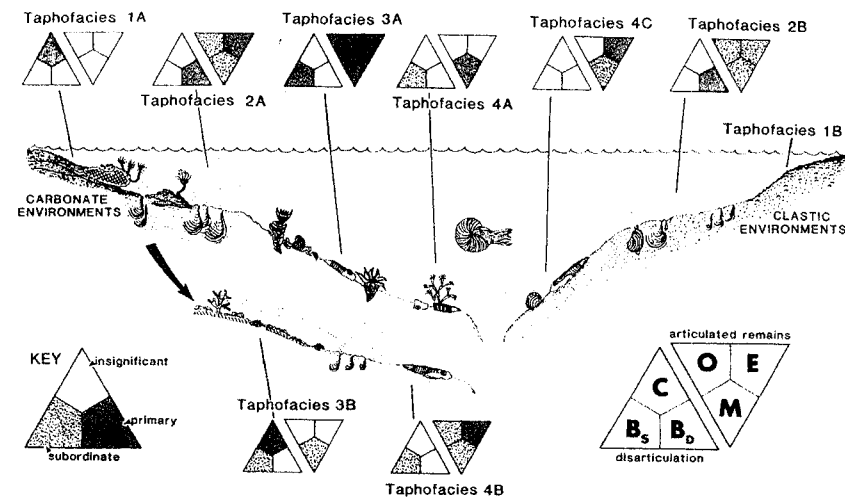


Figura 55 – Tafofácies de trilobitas do Grupo Hamilton (devoniano de Nova Iorque/Estados Unidos): o grau de desarticulação é determinado por bioturbação rasa (Bs), bioturbação profunda (Bd) e correntes (C); enquanto os restos articulados podem ser do tipo enrolado (E), esticados (O) ou na forma de mudas, resultado das ecdises dos trilobitas (M). Em função do componente dominante no ambiente específico, diferentes tafofácies são produzidas (de Speyer e Brett, 1986).

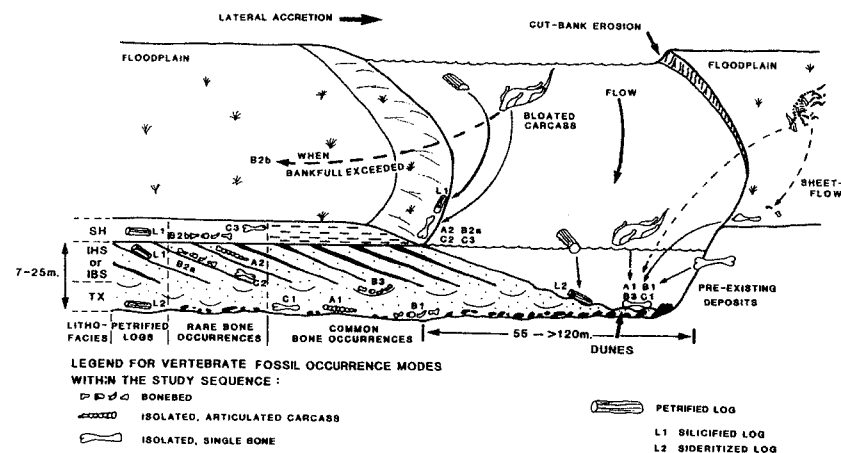


Figura 56 – Modelo deposicional fluvial meandrante da Formação Judith River (cretáceo do Canadá) e as interpretações tafonômicas dos restos de paleovertebrados. Notar que existem basicamente duas tafofácies; uma de animais articulados, vinculada a depósitos de planície de inundação, e outra de restos desarticulados e isolados, vinculadas às fácies das barras de pontal (de Wood e colaboradores 1988).

alta diversidade, um de baixa diversidade, e um terceiro de microvertebrados. Os níveis fossilíferos de alta diversidade ocorrem na forma de resíduos de canal, enquanto que os dois níveis de baixa diversidade encontrados ocorrem associados às barras em pontal. Um é constituído essencialmente de restos de *Styracosaurus*, enquanto que o outro é constituído por restos de *Centrosaurus*. Ambas são produto final de eventos de mortandade em massa e constituem tafocenoses com uma resolução temporal muito menor do que as tafocenoses de alta diversidade. Já os restos de microvertebrados são resultante do acúmulo dos elementos mais transportados e mais resistentes. O trabalho de Wood e colegas é um belo exemplo de detalhamento de tafofácies e interpretação de eventos bióticos e sedimentológicos no âmbito da tafonomia de vertebrados.

A elaboração de modelos de fácies tafonômicas deve levar em consideração, entretanto, o fato de toda acumulação esquelética exibir, em maior ou menor grau, mistura de feições produzidas pelos processos que operam no dia-a-dia, chamados de processos de fundo (= *background process*) e os processos episódicos (= *episodic process*), responsáveis pelo soterramento final dos bioclastos.

Utilizando os critérios mencionados anteriormente, Simões (1986) elaborou um modelo de fácies tafonômicas para coquinas e arenitos coquinóides da Formação Corumbataí (permiano superior) da região de Rio Claro, São Paulo. O autor reconheceu três tafofácies distintas, informalmente denominadas de tafofácies 1, 2, 3, as quais foram reconhecidas com base no grau de articulação e desarticulação das conchas de bivalves, grau de fragmentação e abrasão, bem como o arranjo dos bioclastos na matriz sedimentar.

A tafofácies 1, por exemplo, é representada por concentrações do tipo coquina, com base erosiva, onde os bioclastos estão muito fragmentados, desarticulados e densamente empacotados na matriz. As assinaturas tafonômicas presentes indicam que a origem destas acumulações esqueléticas está relacionada há eventos de alta energia (fluxo de tempestade?), em ambientes proximais. Todas as coquinas investigadas são amalgamadas, demonstrando que elas registram múltiplos episódios de erosão e retrabalhamento. Já a tafofácies 3, é caracterizada por arenitos bioclásticos, contendo alta proporção de conchas articuladas (abertas ou fechadas) e baixo índice de fragmentação dos bioclastos. As evidências bioestratigráficas disponíveis para estas acumulações indicam que os bioclastos fo-

ram rapidamente soterrados, por eventos de alta energia (ondas de tempestades?), também em condições proximais. As concentrações fossilíferas incluídas na tafofácies 2, exibem características tafonômicas intermediárias, havendo alta porcentagem de bioclastos fragmentados, o que é característico da tafofácies 1, e alta porcentagem de matriz, o que é típico das concentrações fossilíferas da tafofácies 3.

Embora as tafofácies 1 e 2 tenham sido geradas por eventos de soterramento episódico, os processos de fundo que atuaram na sua gênese são completamente distintos. As coquinas (tafofácies 1) mostram uma história de acentuada exposição e retrabalhamento dos bioclastos na interface água/sedimento, enquanto que os bioclastos presentes na tafofácies 3, não.

Outro interessante estudo de tafofácies em paleovertebrados brasileiros foi apresentado por Soares e Araújo-Barberena (1997), abordando a smia dos mesossaurídeos da Formação Irati (permiano da Bacia do Paraná) no Rio Grande do Sul. As autoras mostram que a complexidade da história pós-morte sofrida pelos mesossaurídeos da Formação Irati fica evidenciada quando se observa os níveis onde os restos destes répteis estão inclusos. Verifica-se uma significativa concentração de esqueletos preservados em camadas centimétricas apresentando vários graus de preservação, desde esqueletos articulados até fragmentos de ossos, com sinais de retrabalhamento. Os fósseis analisados ocorrem em três fácies distintas: a) Fácies de turbiditos carbonáticos (SP); b) Fácies de folhelhos negros (PR); c) Fácies de tempestitos carbonáticos (Rio Grande do Sul). Com base em dados sedimentológicos e tafonômicos, defendem a hipótese de que o registro fóssil dos mesossaurídeos na Formação Irati é produto de mortalidade catastrófica gerada por eventos de tempestades.

O modelo tafonômico indica sucessivos episódios de soterramento, erosão, retrabalhamento e redeposição dos esqueletos. Parte-se do pressuposto de que os répteis morreram e foram soterrados inteiros, durante a atuação de diversas tempestades que assolaram o Mar Irati, e que o processo de desarticulação esquelética ocorreu após o soterramento. De acordo com os graus de desarticulação observados no material ósseo, são propostas três classes tafonômicas, cada qual representando determinada etapa da história pós-morte dos mesossaurídeos. São elas: Classe I – esqueletos articulados; Classe II – esqueletos parcialmente articulados; Classe III – ossos isolados (Classe IIIA – inteiros e Classe IIIB – fragmentados). Três tafofácies

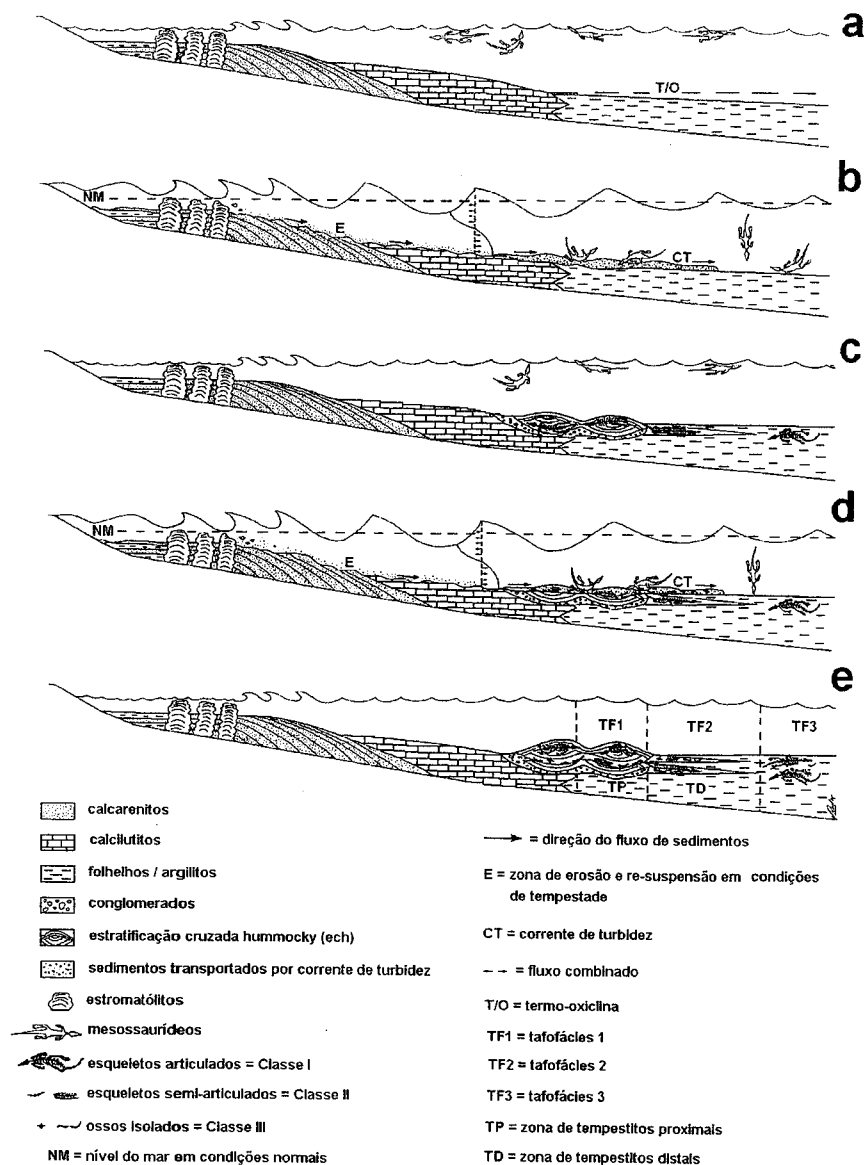


Figura 57 – Tafofácies da Formação Irati (permiano, Bacia do Paraná) de Soares e Araújo – Barberena (1997). (TP = tempestito proximal, TD = tempestito distal, T 1 a 3 = tafofácies. Discussão no texto).

resultaram da relação classe tafonômica *versus* fácies sedimentar: *Tafofácies 1* - Classes II, IIIA e B preservadas na fácies de tempestitos carbonáticos (Rio Grande do Sul): ambiente mais turbulento; alto grau de erosão e muito retrabalhamento nos esqueletos. *Tafofácies 2* – Classes I, II, IIIA e B preservadas na fácies de turbiditos carbonáticos (São Paulo): turbulência média, erosão e retrabalhamento moderados. *Tafofácies 3* - Classes I e III preservadas na fácies de folhelhos negros (Paraná): turbulência e erosão mínimas, retrabalhamento ausente. A figura 57 resume a distribuição destas tafofácies: tempestitos proximais (TP) contêm restos semi-articulados a desarticulados (TF1), os tempestitos distais (TD) contêm restos da tafofácies 2 (TF2), enquanto que mais distalmente, longe da ação direta das tempestades, os restos de mesossaurídeos se preservam mais articulados (TF3).

Outro exemplo de aplicação do conceito de tafofácies é dado por Souto-Ribeiro e Holz (1998) em um estudo comparativo entre as formações Sanga do Cabral (eotriásico da Bacia do Paraná, Brasil) e Katberg (eotriásico da Bacia do Karroo), África do Sul. A formação Sanga do Cabral é constituída por camadas estratiformes compostas por lentes de arenito médio a grosso, com estratificação cruzada acanalada e cruzada planar, intercaladas com camadas de arenito fino com estratificação horizontal. O conjunto é interpretado como alternância de deposição de arenito fino, decorrente de canais desconfiados, em regime de fluxo superior e deposição de barras de canais de baixa sinuosidade, em sistema fluvial entrelaçado. A Formação Katberg, embora não seja faciologicamente igual a Sanga do Cabral, em termos de tafofácies é muito similar: em ambas formações, restos fragmentados e triturados de paleovertebrados (principalmente anfíbios e répteis procolofonídeos) ocorrem exclusivamente em lentes de conglomerados formados por intraclastos pelíticos e concreções carbonáticas, o que mostra que nas duas bacias ocorreu o mesmo processo tafonômico durante o eotriásico, permitindo, portanto, uma espécie de “tafocorrelação” entre as unidades Sanga do Cabral e Katberg, embora nem litologia nem o conteúdo paleontológico sejam os mesmos.

Em síntese, o estudo de tafofácies é parte integrante obrigatória de qualquer trabalho tafonômico, porque fornece importantes evidências sobre a dinâmica sedimentar e sobre parâmetros ambientais. Embora o conceito precise ser melhor divulgado e, principalmente, mais aplicado nos estudos paleontológicos no Brasil, dadas as possibilidades de refinamento das interpretações sedimentológicas e estratigráficas.

# Mistura temporal e retroalimentação tafonômica

## O conceito de mistura temporal (*time-averaging*)

Os paleontólogos, estratígrafos, bioestratígrafos e geocronólogos, dentre outros, sabem que, devido a inúmeras causas diretas e indiretas, o registro geológico não é completo, estando em muitos casos distante daquilo que poderia ser considerado como a situação ideal, ou seja: resolução infinita, disposto em perfeita ordem cronológica e globalmente isócrono (Kowalewski, 1996). O registro fóssil é, portanto, inerentemente tendencioso (sínteses em Kidwell e Behrensmeyer, 1993; Kidwell e Flessa, 1995; Kowalewski, 1996; Brett e Baird, 1997; Kowalewski e colaboradores, 1998b; Donovan e Paul, 1998; Martin, 1999).

De uma maneira geral, três são as categorias de imperfeição notadas no registro geológico, no que tange à resolução temporal, isto é: a) *registro incompleto*, em que nem todos os eventos são registrados; b) *registro estratigraficamente desordenado*, em que o registro dos eventos não está cronologicamente ordenado e c) *mistura temporal*, em que dois ou mais eventos diácronos parecem ser sincrônicos, no registro preservado (McKinney, 1991; Cutler e Flessa, 1990; Fürsich e Aberhan, 1990; Kidwell e Bosence, 1991; Kowalewski, 1996). Todos os aspectos citados têm profundas implicações nos trabalhos paleoecológicos e bioestratigráficos.

O primeiro – registro incompleto – é uma imperfeição decorrente do fato de que nem todos os eventos que ocorrem na natureza são preservados. Do mesmo modo, nem todos os elementos orgânicos disponíveis são soterrados e fossilizados. Esse fenômeno tem dois controles básicos. O primeiro, diz respeito à magnitude e à frequência dos eventos sedimentares, que são, em grande parte, os eventos de preservação

dos elementos orgânicos. O segundo, é o biológico, tendo relação com a anatomia do resto orgânico, ambiente e modo de vida. Como bem aponta Kowalewski (1997), para a preservação é obviamente vantajoso ter-se um esqueleto grande e robusto, quanto maior a resistência à destruição pelos agentes tafonômicos, mais completo vai ser o registro fóssil. O registro fóssil de conchas de moluscos é, obviamente, mais completo do que aquele de folhas ou flores, por exemplo.

O segundo fator de imperfeição – registro desordenado – resulta da mistura de sedimentos por processos físicos e biológicos, reunindo elementos esqueléticos já incorporados ao substrato (Cutler e Flessa, 1990). A bioturbação e o retrabalhamento estão dentre os mais efetivos agentes aqui, porque podem misturar elementos de tempos muito distintos. Isso leva a uma discussão sobre o terceiro fator de imperfeição do registro fóssil, isto é, a mistura temporal dos bioclastos, o chamado *time-averaging* (Walker e Bambach, 1971).

Este fenômeno resulta, por exemplo, da superposição dos processos geológicos no ciclo exógeno. Uma tafocenose pode ser o resultado de uma história multiepisódica e encerrar um grande intervalo de tempo a despeito de sua espessura (Simões e Kowalewski, 1998a, b). Assim, o lapso de tempo registrado por uma concentração fossilífera é o intervalo tempo durante o qual os restos orgânicos se acumulam para formar um nível fossilífero. Deste modo, compreende a duração temporal desde a morte do primeiro até a incorporação do último resto orgânico, durante o soterramento final.

Um breve exemplo é mostrado pela tafocenose ilustrada na figura 58. Nela um aspecto chama logo a atenção, pois existem pequenos fragmentos de crinóides misturados com fragmentos maiores. Alguns estão praticamente completos, apenas com o exoesqueleto deslocado. Isso significa que o evento deposicional que gerou essa tafocenose reuniu crinóides de várias fases de retrabalhamento. Neste caso, os minúsculos fragmentos constituem restos que, possivelmente, estavam no ambiente sedimentar a mais tempo, enquanto os restos de crinóides relativamente inteiros, provavelmente, foram incorporados durante o evento que gerou o depósito sedimentar. O tempo decorrido entre a morte dos primeiros crinóides e a dos últimos, mais inteiros, é a resolução temporal desta ocorrência, em particular.

É interessante notar que os elementos esqueléticos mais resistentes, que têm maior potencial de preservação, apresentam normalmente regis-

tro fóssil mais completo. Entretanto, as concentrações fossilíferas formadas por estes restos esqueléticos mais duráveis apresentam maior mistura temporal. Já as tafocenoses de organismos mais frágeis, em geral, representam intervalos temporais muito pequenos, às vezes instantâneos, conseqüentemente com menor mistura de informações paleoecológicas e evolutivamente importantes. Isso é bem explicado a partir do chamado “Modelo tafonômico recíproco”, proposto por Kowalewski (1997). De fato, quanto mais robusto for um resto esquelético, melhor será o registro macroevolutivo, preservado em larga escala, mas menos preciso será o registro em pequena escala (afloramento), para análises paleoecológicas. Por outro lado, quanto mais frágil e, portanto, menos sujeito à mistura temporal e espacial, melhor será o registro em pequena escala (afloramento), mas mais impreciso será seu registro macroevolutivo. Para exemplificar brevemente esta questão, compare o longo registro fóssil dos moluscos bivalves, com aqueles dos organismos de corpo mole que caracterizam a famosa fauna de ediacara, do vendiano.

Essa questão encerra ainda outras questões paleoecológicas relevantes. Note que, por exemplo, um organismo pode parecer euritópico, simplesmente porque é composto por esqueleto altamente durável e, portanto, susceptível a “sobreviver” na interface água/sedimento por prolongados períodos tempo, os quais podem registrar mudanças ambientais importantes, ou ser transportado de um ambiente para outro, sendo preservado em diferentes fácies sedimentares.

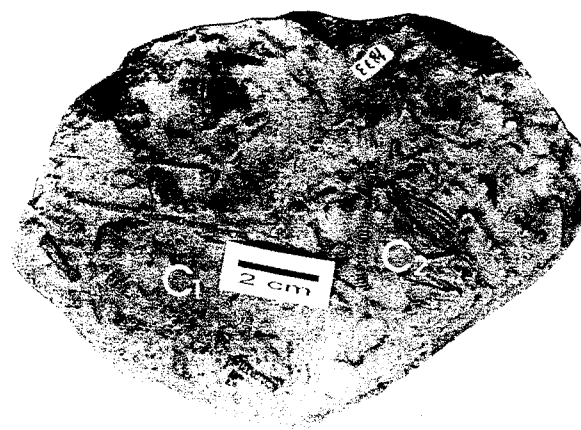


Figura 58  
Exemplificação de *time-averaging* em ocorrência de crinóides *Cyplocrinus decadactylus* (ordoviciano de Ohio, Estados Unidos): fragmentos de organismos muito retrabalhados (C1) ocorrem junto com crinóides recém-mortos (C2). Amostra coletada por D. Closs (Museu de Paleontologia do IG/UFRGS).

## Identificando a mistura temporal

Conforme discutido anteriormente, a mistura temporal é o fenômeno através do qual os restos orgânicos de diferentes intervalos de tempo (horas, dias, semanas, meses, anos, séculos, milênios) serão preservados juntos (Kidwell e Behrensmeyer, 1993). Uma vez que a mistura temporal é um fenômeno natural, inerente ao registro geológico, e que não pode ser eliminado por coleta cuidadosa (Kowalewski e colaboradores, 1998b) uma das principais atribuições do tafônomo é reconhecê-lo e quantificá-lo. A questão crucial é: até que ponto uma concentração fossilífera representa um evento único ou uma condensação temporal. Basicamente, existem três modos para isso. O primeiro, envolve a datação absoluta dos restos esqueléticos das concentrações fossilíferas. Embora fornecendo dados absolutos dos intervalos de tempo encerrados por tais acumulações, o método só pode ser aplicado para um pequeno intervalo de tempo da coluna geológica, abrangido pelo limite do método do carbono 14. Além disso, trata-se de um método dispendioso. Portanto, nos casos nos quais não é possível a aplicação direta dos métodos de datação absoluta a mistura temporal pode ser reconhecida através das chamadas assinaturas tafonômicas (grau de articulação, desarticulação, fragmentação, corrosão, bioerosão, bioclastos com histórias diagenéticas distintas) (Fürsich e Oschmann, 1993) e da complexidade interna da concentração fossilífera (Kidwell e Aigner, 1985; Simões e Kowalewski 1998a, b). Tais feições permitem o reconhecimento dos *eventos episódicos*, que não são frequentes, nem previsíveis no tempo, representando eventos geológicos “abruptos” de erosão, seleção e/ou sedimentação, e os *eventos de fundo*, isto é aqueles que operam no dia-a-dia. Por exemplo, em uma coquina que exhibe base erosiva, gradação de bioclastos aninhados e empacotados, estando estes intensamente desarticulados, fragmentados e desgastados, pode-se reconhecer facilmente a atuação dos dois processos anteriormente mencionados. A desarticulação e fragmentação estão associadas, normalmente, à prolongada exposição dos bioclastos na interface água/sedimento, representando os processos que ocorrem no dia-a-dia. Já a base erosiva, a gradação dos bioclastos e seu empacotamento e aninhamento estão associados aos processos de alta energia, como as ondas e fluxos de tem-

pestades, que seriam os responsáveis pelo soterramento final da concentração fossilífera, representando os processos episódicos. O tafônomo, portanto, deve estar atento aos processos de retrabalhamento (= erosão de depósitos previamente gerados, que podem portar significativo material orgânico).

O retrabalhamento significativo de material mais antigo, a ser incorporado pelo sedimento mais jovem, é muito comum nos sistemas fluviais. Flessa (1993) lembra da controvérsia sobre dentes de dinossauros achados em sedimentitos do paleoceno no Western Interior (Estados Unidos). Embora o aspecto bem preservado e “fresco” dos dentes possa sugerir que os dinossauros tenham vivido além do limite K/T (= cretáceo/terciário), particularmente abaixo das camadas com anomalias de irídio, ficou comprovado, posteriormente, que os dentes são altamente resistentes ao retrabalhamento, tendo, por isso, confundido os paleontólogos. Dentes de dinossauros e de peixes do cretáceo foram, por exemplo, encontrados em outros depósitos paleocênicos e até eocênicos.

Em síntese, a questão é: qual o intervalo de tempo representado por uma concentração fossilífera? Horas, dias, meses, dezenas, centenas ou milhares de anos? Quanto tempo podem durar os restos esqueléticos de invertebrados marinhos, após a morte dos organismos produtores? Se estas questões puderem ser respondidas no futuro, uma escala de mistura temporal poderá ser estabelecida para as concentrações fossilíferas.

## Quantificando a mistura temporal

O processo de mistura temporal pode ser entendido a partir de duas escalas temporais, uma absoluta e outra relativa. No que tange à escala absoluta, um dos principais obstáculos enfrentados são os altos custos das datações radiométricas (C14). Uma possibilidade que surgiu mais recentemente, que parece economicamente viável é a utilização da datação por aminoácidos na investigação do fenômeno de mistura temporal (veja, por exemplo, Goodfriend, 1989; Kowalewski e colaboradores, 1998b; Carroll e colaboradores., 2000). De uma maneira geral, estas pesquisas têm mostrado que nas acumulações esqueléticas formadas por conchas de moluscos (Kowalewski e colaboradores, 1998b; Kowalewski, 1999b) e



braquiópodes vivos (Carrol e colaboradores, 2000), conchas “novas” estão misturadas com outras com centenas ou milhares de anos. O fenômeno não é exclusivo destas acumulações, sendo verdadeiro também para as assembléias de polens, foraminíferos e vertebrados.

A aplicação de critérios “atualísticos” para as acumulações paleozóicas é, entretanto, mais difícil do que para as acumulações formadas nas épocas iniciais do cenozóico e mesozóico, dada a impossibilidade de datação absoluta dos bioclastos que compõem a acumulação. Adicionalmente, muitos organismos apresentam feições anatômicas, microestrutura, microarquitetura e mineralogia distintas das formas viventes. Sabidamente o comportamento tafonômico das conchas calcárias de bivalves não é o mesmo das conchas de braquiópodes, frente a ação de processos tafonômicos de destruição dos restos esqueléticos (Kidwell, 1990; Kidwell e Brenchley, 1994, 1996). Também as taxas de bioturbação não foram as mesmas, tornando o problema extremamente complexo e as comparações com as acumulações atuais mais difíceis. Finalmente, deve ser lembrado que a mais precisa resolução temporal fornecida pelos melhores zoneamentos bioestratigráficos é da ordem de  $10^6$  anos (Brett e Baird, 1993), intervalo de tempo inadequado para análises em uma escala de tempo ecológica. Portanto, uma vez que não é possível resolver a questão da escala temporal de acumulação dentro da maior parte das coleções paleontológicas disponíveis para estudo, essas devem ser suficientemente grandes para a incorporação do maior espectro possível de variações das assinaturas tafonômicas (*sensu* Fürsich e Oschmann, 1993), devido à mistura temporal, a despeito do tempo absoluto (lapso de tempo) de sua formação. De fato, Olszewski (1997, 1999) trabalhando com um índice de confiança da ordem de 95%, calculou que 90% das conchas são adicionadas nas acumulações esqueléticas, durante a última metade do lapso de tempo total de sua geração e que, neste contexto, uma amostragem com, no mínimo, trinta conchas seria necessária para encontrar pelo menos uma que seja representante dos 10% de conchas mais antigas da tafocenose.

Mesmo considerando os problemas já mencionados, os dados disponíveis de momento (veja síntese em Kowalewski e colaboradores, 1998b), para as acumulações marinhas e continentais, cenozóicas, são muito interessantes. Desta forma, a seguir discutiremos alguns deles:

#### *Exemplo 1 - Mistura temporal em concentrações coquinóides*

A formação de concheiros ou coquinas constitui-se em didático exemplo do significado e magnitude da mistura temporal e espacial que envolve os bioclastos. Análise por Carbono 14 para determinação de idades em conchas de moluscos marinhos de concheiros atuais (zona de *near-shore* = >10m, e praia/lagunas) realizados por alguns autores (Fürsich e Flessa, 1991, Flessa, 1993; Flessa e Kowalewski, 1994), revelam dados interessantes, pois 30% das conchas datadas têm idades entre zero e quinhentos anos, já 25% têm idades até 12.000 anos e, finalmente, 5% têm idades até 39.000 anos. Desta forma, pode-se dizer que o grau máximo de mistura temporal de concheiros atuais é da ordem de 40.000 anos. Esse valor, por sua vez, representa o próprio limite de determinação do método de datação utilizado, o que significa que podem existir indivíduos até mais velhos do que a idade máxima determinada. Analisando os dados como um todo, o que chama atenção é a grande mistura de idades, o que significa que esses concheiros, se preservados para um futuro “paleontológico”, irão encerrar indivíduos de intervalos de tempo distintos e poderá apresentar organismos ecológica e evolutivamente diferentes, no mesmo nível fossilífero, que apesar de preservados lado a lado nunca interagiram em vida. Essa é a grande importância do conceito de mistura temporal para a análise tafonômica básica.

Estudos realizados nas duas últimas décadas, indicam que a *idade média* das conchas presentes em sedimentos depositados em águas marinhas rasas (<10 metros) é da ordem de 2.425 anos e de 8.870 anos para os sedimentos depositados em profundidades maiores que 10 metros (Flessa e Kowalewski, 1994). Já a *duração média* da mistura temporal nos ambientes marinhos rasos (<10 metros) é de 1.250 anos e de 9.190 anos, nos ambientes plataformais (>10 metros) (Flessa e Kowalewski, 1994). A diferença média entre as idades máximas e mínimas em acumulações de águas rasas é da ordem de 830 anos. Esses dados demonstram que a longa duração das conchas de bivalves nos ambientes de plataforma e, conseqüentemente, o seu maior grau de mistura temporal, decorrem de uma combinação de muitos fatores, incluindo as baixas taxas de sedimentação, as baixas taxas de destruição tafonômica dos restos esqueléticos e as altas taxas de bioturbação (Flessa e Kowalewski, 1994).

Pesquisas subseqüentes, onde foram datados bioclastos (conchas de bivalves) coletados lateralmente (imediatamente adjacentes), com

grande controle estratigráfico, em acumulações residuais, geradas em ambiente marinho raso, sugerem que o grau de mistura temporal para estas acumulações é também da ordem de  $10^2$  a  $10^4$  anos (Kowalewski e colaboradores, 1998b). Estes resultados mostram que o fenômeno de mistura temporal não pode ser eliminado por coleta cuidadosa (mistura temporal analítica; Fürsich e Aberhan, 1990); tão pouco está ele associado ao processo de deposição, mas sim à presença de restos bioclásticos antigos no fundo (Kowalewski e colaboradores, 1998b; Simões e colaboradores, 1998a, b). Finalmente, mesmo que os processos tafonômicos sejam descartados haverá sempre, de modo inerente, uma tendência para a mistura temporal, uma vez que o tempo necessário ao desenvolvimento de diferentes gerações de organismos é muito mais curto do que os das taxas de acumulação dos sedimentos (Martin, 1999).

Esse aspecto foi detalhadamente estudado por Simões e Kowalewski (1998) que demonstraram que algumas concentrações fossilíferas do permiano da Bacia do Paraná, Formação Corumbataí, as quais são representadas por arenitos bioclásticos (tempestito proximal), com cerca de 30cm de espessura, ricos em conchas de moluscos bivalves, são formadas por, pelo menos quatro unidades microestratigráficas distintas e, desta forma, representando o registro do acúmulo de restos esqueléticos num intervalo de tempo da ordem de  $10^2$  a  $10^4$  anos, considerando-se exemplos cenozóicos similares (Simões, 1998; Simões e Kowalewski, 1998).

*Exemplo 2 – Mistura temporal  
em acumulações esqueléticos de paleovertebrados:*

Observações sobre acúmulo de vertebrados em ambiente atual, visando a compreensão da mistura temporal em paleovertebrados terrestres tem levado a um paradigma para a tafonomia de vertebrados, que diz respeito a baixa densidade de acúmulo dos restos esqueléticos, comentada a seguir. Observações em duas localidades distintas, isto é, o East Fork River (Estados Unidos) e o Amboseli Park (Kenya), permitiram a obtenção de resultados altamente significativos (Behrensmayer, 1982; Behrensmayer e Chapman, 1993; Graham, 1993). No rio East Fork foram feitas observações ao longo de vários anos, com monitoramento do acúmulo de ossos sobre a planície de inundação e nas areias das barras fluviais. Já o Parque Amboseli foi alvo de estudo “actiopaleontológico”

desde a década de 1970, quando pesquisadores como Andrew Hill e Anna Behrensmayer fizeram as primeiras observações sobre desarticulação e intemperização de ossos de ungulados.

Dados sobre a densidade de ossos (acúmulo anual por unidade de área) revelam valores extremamente baixos: aproximadamente 3 ossos/1000 m<sup>2</sup> em áreas de barras em pontal (áreas de acreção lateral no sistema de canais fluviais do tipo meandrante) e apenas 0,01 ossos/1000 m<sup>2</sup> em áreas de planície de inundação. Estes valores vão diminuir ainda mais se for considerada a influência da pedogênese: a formação de solo e os processos físico-químicos envolvidos podem destruir, por lixiviação e dissolução, restos orgânicos porventura presentes, incluindo aí os restos de vertebrados. Portanto, as densidades de acúmulo de paleovertebrados terrestres são extremamente baixas. Os dados da tabela abaixo mostram os valores obtidos por Behrensmayer e Chapman (1993) no Amboseli Park.

Carcaças	Ossos	Observação
1000	152	População original
250	105	Após morte e necrofagia
150	52	Após intemperismo
50	08	No soterramento
	?	Destruição físico-química

Concentrações de ossos, do ponto de vista paleontológico, são insignificantes, e a probabilidade de se encontrar um fóssil em uma sucessão sedimentar com essa ordem de grandeza de densidade de acúmulo é extremamente reduzida. Em outras palavras, se a densidade de acúmulo no tempo é muito baixa, então precisa-se de um considerável intervalo de tempo para acumular uma tafocenose de vertebrados terrestres com real expressão paleontológica.

Behrensmayer e Chapman (1993) afirmam que o mínimo absoluto de duração para um acúmulo de paleovertebrados é da ordem de  $10^2$  anos, seria o “mínimo do mínimo” necessário para se formar uma tafocenose de paleovertebrados terrestres. Valor mais realista é abrange o intervalo de tempo da ordem de  $10^4$  anos até  $10^5$  anos, tendo como base as observações no Amboseli Park. Isso significa, para a análise tafonômica em geral, que um nível de ossos de paleovertebrados terrestres representa um

acúmulo de dezenas de milhares a centenas de milhares de anos. A tafocenose, portanto, pode estar englobando elementos de vários estágios ecológico-evolutivos, ou seja, permite que espécimes de diferentes idades e intervalos de tempo, sejam acumulados e incorporados no mesmo horizonte estratigráfico, sendo uma função de duas variáveis: a taxa de sedimentação e a taxa de destruição dos elementos esqueléticos Behrensmayer, 1988). Esse tipo de mistura temporal incorpora centenas a milhares de anos, podendo chegar a dezenas de milhares de anos (Graham, 1993).

Acumulações de restos de vertebrados e vegetais apresentam, provavelmente, uma resolução temporal da ordem de muitas décadas a centenas de milhares de anos (Behrensmayer e Chapman, 1993; Graham, 1993; Kidwell e Flessa, 1996). Por outro lado, acumulações que podem registrar eventos com uma resolução temporal da ordem de meses a décadas são extremamente raras, estando possivelmente representadas pelos depósitos lacustres finamente laminados, contendo peixes, insetos e polens.

Em geral, quanto mais antigo o depósito, mais complicada é a avaliação do tempo condensado pelas tafocenoses. A falta de amarração temporal precisa das camadas sedimentares, o conhecimento fragmentário e controverso sobre a filogenia dos grupos fósseis envolvidos e a não-aplicabilidade de muitos preceitos atualistas na interpretação das sucessões sedimentares são os principais fatores que complicam a avaliação da mistura temporal (*time-averaging*) de tafocenoses em sedimentos muito antigos. O reconhecimento e a quantificação do grau de mistura temporal nas concentrações fossilíferas do paleozóico, por exemplo, são muito complicados, envolvendo, normalmente, intervalos de centenas a milhares de anos (Brett e Baird, 1993).

### Implicações do fenômeno de mistura temporal

Os aspectos negativos do fenômeno de mistura temporal, isto é, a mistura de restos esqueléticos e eventos não contemporâneos, incide diretamente sobre a análise paleoecológica. Paleoecologia, ou seja, o estudo das interações entre os organismos fósseis e seus antigos ambientes de vida é uma disciplina que, obrigatoriamente, necessita de informações com grande resolução temporal. De fato, concentrações

fossilíferas ou assembléias fósseis constituem a fonte primordial de dados paleoecológicos, cuja resolução temporal, como vimos, raramente pode ser estimada por métodos radiométricos ou bioestratigráficos (Kidwell, 1993), especialmente no caso do paleozóico (Brett e Baird, 1993). Entretanto, tais estimativas em nível de camada ou concentração fossilífera são vitais para a paleoecologia, porque constituem a base amostral para estudos paleoautoecológicos, paleossinecológicos, morfométricos, evolutivos e de análises de isótopos  $d^{13}C$  e  $d^{18}O$  (Kowalewski e colaboradores, 2000).

Diversos estudos tafonômicos desenvolvidos nas duas últimas décadas (Kidwell e Bosence, 1991; Kidwell e Behrensmayer, 1993; Kidwell e Flessa, 1995; Kowalewski, 1996, 1997; Brett e Baird, 1997; Kowalewski e colaboradores 1998b; Olszewski, 1999), demonstraram que os dados paleoecológicos (registro fóssil) diferem em natureza dos disponíveis aos neontólogos (ecossistemas do presente), pois a partir dos processos tafonômicos já discutidos anteriormente (transporte, retrabalhamento), restos esqueléticos não contemporâneos são preservados juntos (Kowalewski, 1996, 1997). Assim sendo, muitos horizontes fossilíferos contêm restos de organismos que viveram em tempos distintos (dias, semanas, anos, séculos) e, obviamente, nunca interagiram. Em outras palavras, o fato de restos esqueléticos serem encontrados em uma mesma concentração fossilífera ou plano de acamamento não implica necessariamente sua coexistência em vida. Seria o mesmo que imaginar que Tintoretto e Van Gogh pintaram seus quadros numa mesma época simplesmente por estarem expostos numa mesma galeria de um museu de arte (parafraseado de Ghilardi, 1999).

Com efeito, vários autores sugeriram que, inicialmente, a escala de trabalho que deve ser eleita na análise tafonômica é a da análise estratinômica, camada-por-camada, mesmo nos intervalos pouco espessos (centimétricos) (veja, por exemplo, Simões e Kowalewski, 1998a, b), pelas seguintes razões: a) os processos sedimentares de agitação e erosão que, de uma maneira geral, influenciam os padrões de colonização dos substratos pelos organismos bentônicos, podem ser reconhecidos nesta escala de trabalho e b) as mudanças faunísticas que ocorrem em intervalos de tempo muito curtos, da ordem de  $10^2$  a  $10^4$  anos (ou menos), estão representadas no nível de camada. Portanto, a

análise autoecológica e bioestratinômica de alta resolução (ver, por exemplo, Simões, 1998; Simões e Kowalewski, 1998a, b; Ghilardi, 1999) constituem ambas importantes ferramentas para as reconstruções paleossinecológicas, especialmente nos casos em que uma idade precisa dos restos esqueléticos não pode ser obtida. O principal desafio, portanto, para as reconstruções paleossinecológicas é reduzir ao máximo possível a mistura ecológica naturalmente imposta pelo fenômeno de mistura temporal.

Até o final da década de 1990, o cenário que predominava entre os pesquisadores que estudaram em profundidade o fenômeno de mistura temporal era o de ceticismo. Entretanto, existe um lado positivo e paleontologicamente importante deste fenômeno, que vem sendo agora intensamente explorado. Na realidade, o intervalo de tempo médio encerrado nas tafocenoses, como visto anteriormente, pode "remover" os "ruídos" inseridos por eventos ecológicos de curta duração. Assim sendo, o registro dos sistemas ecológicos e das condições ambientais que prevalecem por prolongados períodos de tempo estaria livre dos "ruídos" introduzidos pelas variações de curta duração. Por esta razão, a agenda paleontológica mais moderna tem dispensado maior ênfase aos processos que operam em uma escala macroevolutiva, tais como os recentes estudos de predação (Kowalewski e colaboradores., 1998a, recorrência de comunidades fósseis e estase coordenada (Miller, 1997; Buzas e Culver, 1998).

### O conceito de retroalimentação (*taphonomic feedback*)

Diversos processos (bióticos/abióticos) são responsáveis pelas mudanças faunísticas ao longo do tempo. Tradicionalmente, tais mudanças nas comunidades marinhas são atribuídas aos processos biológicos que conduzem ao estabelecimento de "comunidades maduras (climax)" (Margalef, 1968; Odum, 1969). Entretanto, Kidwell e Jablonski (1983) notaram que acumulações de restos esqueléticos exercem uma grande influência nas comunidades marinhas viventes. Os autores sugeriram o termo *retroalimentação tafonômica* (= *taphonomic feedback*) para ex-

pressar estas relações. O modelo envolveria comunidades de animais da infauna, suspensívoros ou detritívoros que colonizam os substratos moles e cujo acúmulo das carapaças originadas a partir de sucessivas gerações ou introduzidas no seu hábitat, por transporte, contribuiriam para a estabilidade e o endurecimento do substrato. Tal condição é desfavorável aos organismos escavadores. Essas acumulações seriam, posteriormente, colonizadas por uma variada epifaunal bissada ou cimentada. Esse processo é acompanhado pela eliminação da infauna.

Em outras palavras, trata-se de um processo de transformação de um fundo inicialmente mole em um fundo cascalhoso devido à interação dos organismos vivos com os mortos, como mostra a figura 59. A acumulação dos restos esqueléticos, seja devido à morte dos organismos *in situ*, seja devido à introdução de elementos exóticos, trazidos por correntes e ondas de tempestade, mudam a estrutura e a dinâmica populacional da comunidade bentônica, que muda para uma comunidade cada vez mais dominada por *taxa* que prefere fundos cascalhosos.

Esse processo ocorre ao longo de um determinado tempo e inicia da seguinte forma: o material esquelético introduzido no ambiente cria ilhas de substrato firme em áreas de substrato geralmente mole, transformando o fundo marinho em uma área de sedimento mais grosso e firme. Esse novo fundo fica gradualmente colonizado por organismos bentônicos da epifauna, suspensívoros que preferem esse tipo de substrato, inibindo as espécies ancestrais, cuja preferência era por substrato mais mole. As conchas mortas acumuladas criam abrigos, refúgios de predadores e competidores e servem de substrato para fixar larvas e ovos. Muitos depósitos de bioherma ou biostroma iniciam devido a esse mecanismo.

Uma vez iniciada uma concentração local de conchas mortas, a interação vida/morte tem um papel crescente no acúmulo das conchas. Os animais bentônicos de epifauna, suspensívoros que preferem o substrato duro tem geralmente maior volume corporal e, em cada evento de morte, uma maior massa de conchas é agregada ao acúmulo inicial. O tapete de bioclástico cresce e tende a firmar o fundo marinho, devido a seu peso e sua tendência ao interligamento (*interlock* de Kidwell e Jablonski, 1983). Por outro lado, a bioerosão aumenta se o fundo marinho é crescentemente colonizado, reduzindo os bioclastos a sedimento fino. A bioerosão é causada por organismos pastadores, perfuradores e

incrustadores; que podem ter um papel muito eficiente na degradação dos restos esqueléticos de organismos mortos.

Deve-se considerar também que a natureza e a intensidade das interações vida/morte no bentos marinho é função do padrão de sedimentação: altas ou baixas taxas de sedimentação, e soterramento imediato ou retardado.

No caso de *soterramento rápido (obruton)* e espesso, os leitos bioclásticos formados têm pouca chance de atuar na retroalimentação tafonômica devido à profundidade de soterramento, as conchas não apresentam sinais de utilização pós-morte. Entretanto, se o soterramento é pouco espesso, pode ocorrer bioturbação, com reorientação, desarticulação e dispersão dos bioclastos;

O tipo de espécie dominante é função do tipo de soterramento: em áreas de soterramento espesso, dominarão espécies da infauna rasas a profundas, enquanto que naquelas áreas de baixa taxa de sedimentação vão dominar as espécies perfuradoras rasas e as formas endobissadas.

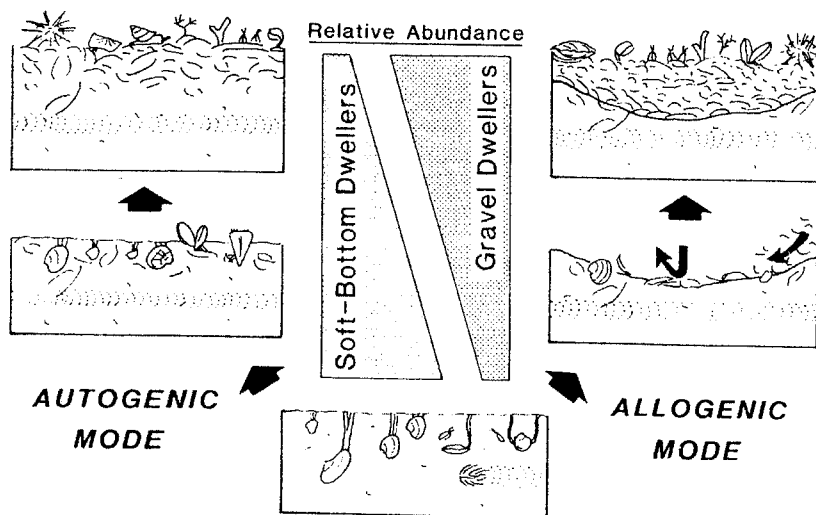


Figura 59 – Transformação de um substrato inicialmente mole em um substrato mais duro e cascalhoso devido à retroalimentação tafonômica: o acúmulo dos restos esqueléticos no tempo aumenta a granulometria do substrato e muda gradualmente as características da comunidade bentônica (de Kidwell, 1986).

No caso de *soterramento retardado*, há claros sinais de retroalimentação tafonômica, como incrustação etc., além de dados físicos devido à exposição prolongada dos bioclastos no fundo marinho, e as assembléias serão ecologicamente misturadas; sendo que um soterramento espesso pode preservar os últimos colonizadores articulados e em posição de vida (veja Anelli e colaboradores, 1998, para um exemplo brasileiro). Se o soterramento é pouco espesso, ocorrerá dearticulação, reorientação, fragmentação, e conseqüente mistura de faunas;

Em síntese, a influência das partes duras sobre a colonização do fundo é evidente e é uma questão importante, porque a condensação faunística (Fürsich e Aberhan, 1990) pode resultar deste processo, com importantes implicações paleoecológicas e bioestratigráficas.

Existem vários estudos tratando do problema da retroalimentação tafonômica em comunidades do paleozóico, mesozóico e cenozóico. Esse fenômeno, porém, não é bem estudado nas seqüências regressivas de mares epicontinentais, submetidos a um progressivo isolamento geográfico. Por exemplo, o modelo elaborado por Kidwell e Jablonski (1983), não pode ser integralmente aplicado às concentrações fossilíferas (coquinas) do Grupo Passa Dois (neopermiano) da Bacia do Paraná, já que somente em uma única ocorrência existem claras evidências de retroalimentação, com as conchas de *Naidopsis lamellosus*, um molusco bivalve da semi-infauna bissada, preservado no topo de acumulações coquinóides da assembléia de *Pinzonella neotropica* (formações Teresina e Corumbataí), da região de Tambaú, São Paulo (Ghilardi, 1999; Torello, 1999, vide a figura 60).

Ainda em termos paleoecológicos, Kondo (1995) demonstrou que o retrabalhamento e as altas taxas de sedimentação estão entre os fatores que controlam a evolução dos invertebrados marinhos, suspensívoros, escavadores. Conforme indicado pelo tipo de preservação e anatomia funcional dois tipos de estratégias adaptativas são reconhecidas: a) *estratégia exposta* (= *exposed strategy*), exibida pelas formas escavadoras rasas, ativas e b) *estratégia protegida* (= *sheltered strategy*), mostrada pelas formas escavadoras profundas, suspensívoras. Conseqüentemente, as conchas dos bivalves escavadores rasos são comumente encontradas desarticuladas, devido à facilidade de exumação, retrabalhamento e transporte. Contrariamente, as conchas das formas escavadoras profundas são raramente exumadas e expostas na

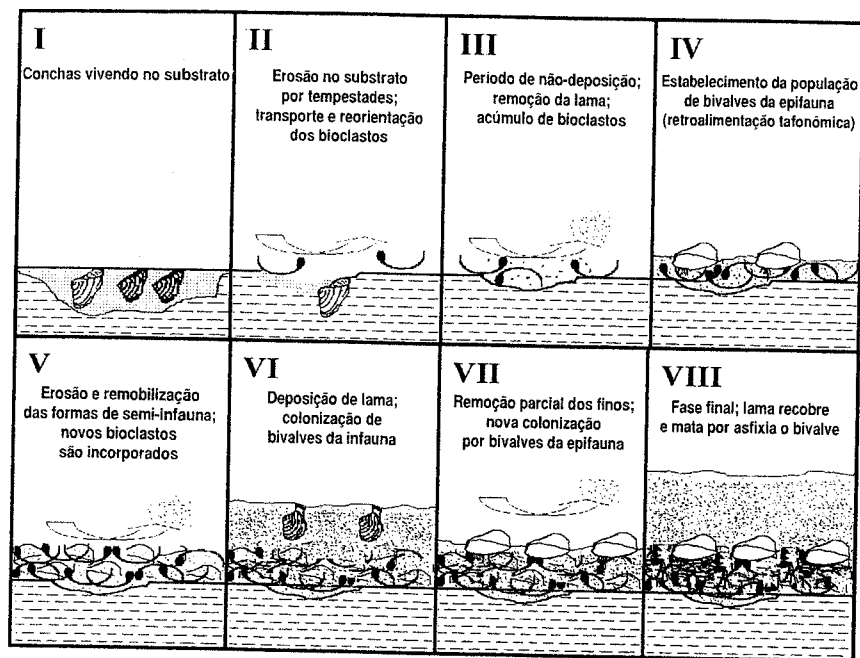


Figura 60 – Diferentes etapas na geração de uma concentração fóssil com densa acumulação de restos esqueléticos. Note as diferentes fases que estão associadas ao processo de retroalimentação tafonômica, isto é, a transformação de um substrato mole, inconsolidado, até um substrato duro estável. Formação Corumbataí (neopermiano), região de Tambaú, São Paulo (Ghilardi, 1999).

interface água/sedimento, mesmo após a morte do organismo. Desde que a adaptação a estes processos físicos determina o modo de vida e a morfologia da concha dos bivalves, a repetição destas estratégias adaptativas em linhagens não aparentadas conduz à homeomorfia (Kondo, 1995; Simões e colaboradores, 1997).

## Conclusões

Neste capítulo vimos dois dos mais importantes conceitos relacionados à análise tafonômica. Ambos possuem importantes implicações paleoecológicas, pois o processo de mistura temporal, por exemplo, pode afetar qualquer tipo de dado derivado da análise de coleções

paleontológicas (composição taxonômica, morfológica, isotópica). Do ponto de vista paleoecológico, a grande implicação deste fenômeno reside no problema de que podem ocorrer, nas concentrações fossilíferas, mistura de fósseis de tempos distintos, causando a perda da resolução temporal, influenciando as conclusões derivadas desta base de dados. A questão da mistura temporal é, portanto, fundamental para os paleontólogos. Esses têm o dever de identificá-lo e tratá-lo da melhor maneira possível.

# A classificação genética das concentrações fossilíferas – as *Fossil-Lagerstätten*

## Introdução

Seilacher (1970, p.34) empregou o termo *fossil-lagerstätten*, para designar “um corpo rochoso que contém, devido à qualidade e quantidade, um número incomum de informações paleontológicas”. O autor distinguiu, basicamente, dois tipos de *fossil-lagerstätten*: a) as ocorrências por concentração (*Konzentrationslagerstätten*) e b) as ocorrências por conservação (*Konservatlagerstätten*). Trata-se de uma das primeiras tentativas de classificação genética das concentrações fossilíferas. O primeiro tipo caracteriza-se por concentrações contendo partes duras, desarticuladas, concentradas por algum agente exógeno, representando a mistura de elementos esqueléticos de biotas de tempos diferentes. O segundo tipo representa concentrações caracterizadas por decomposição incompleta das proteínas, preservando substâncias orgânicas não mineralizadas (quitina) e esqueletos completos, sendo que vários fatores podem impedir sua decomposição (sedimento sapropélico, armadilhas de conservação como turfeiras ou âmbar, fluxos de massas).

Trabalhos posteriores refinaram a proposta original e levaram a classificações genéticas bastante abrangentes (Boy, 1977; Seilacher, 1985; Brett e Seilacher, 1991). Essas classificações estão fundamentadas, principalmente, na análise detalhada das feições tafonômicas descritas anteriormente (seleção, fragmentação, desarticulação, corrosão). O conjunto destas feições compreende as chamadas *assinaturas tafonômicas*, as quais estão relacionadas aos parâmetros bióticos e abióticos do ambiente.

A figura 61 mostra a classificação genética de *fossil-lagerstätten* de Seilacher (1985), relacionando os principais ambientes deposicionais potencialmente importantes para o registro paleontológico.

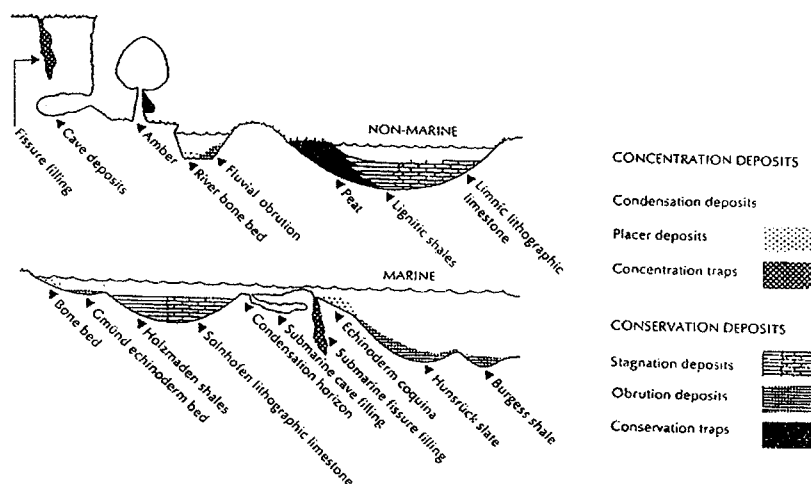


Figura 61 – Esquema classificatório de *fossil-lagerstätten*, segundo Seilacher (1985). Para o autor, as tafocenoses podem ser classificadas segundo dois tipos básicos: os depósitos de concentração e os de conservação.

Os parâmetros determinantes da assinatura tafonômica podem ser agrupados em três categorias distintas (Fürsich e Oschmann, 1993): a) feições produzidas por agentes físicos (estruturas sedimentares, gradação, abrasão e seleção); b) feições produzidas por agentes físicos e biológicos (grau de empacotamento, orientação, fragmentação) e c) feições produzidas exclusivamente por agentes biológicos (bioturbação, encrustação, bioerosão).

Nos mares do recente, como nos do paleozóico e mesozóico, vem-se observando que as assinaturas tafonômicas parecem exibir uma distribuição característica ao longo de um perfil de águas rasas-profundas (*onshore-offshore*). Contudo, os bioclastos de uma mesma concentração fossilífera podem apresentar diversas assinaturas tafonômicas (feições palimpsestas). Por exemplo, coquinas com base erosiva e biofábrica exibindo gradação descontínua, com bioclastos desarticulados e

orientados com a convexidade para cima, refletem, normalmente, deposição por fluxos de tempestade. Por outro lado, a ocorrência, nestas concentrações, de bioclastos fragmentados e arredondados, evidencia retrabalhamento por ondas, em ambiente de águas rasas, anteriores ao soterramento final.

Tendo em vista os problemas já citados e considerando que uma mesma assinatura tafonômica pode ser produzida por diferentes processos (convexidade para cima pode ser produzida por fluxos de tempestade ou correntes unidirecionais ou oscilatórias de longa duração), uma classificação descritiva (usando espessura, biofábrica, composição taxonômica, qualidade de preservação) para as concentrações fossilíferas não é adequada, pois na maior parte dos casos, ela não reflete os processos e os ambientes onde elas foram geradas (Fürsich e Oschmann, 1993). Por outro lado, uma classificação genética que leva em conta, principalmente, as características da biofábrica e as assinaturas tafonômicas é mais apropriada, possibilitando a distinção entre o processo final de deposição (registrado pela biofábrica) e os eventos que ocorreram antes da deposição final dos bioclastos (registrado pelas assinaturas tafonômicas).

## Os principais tipos de concentrações fossilíferas em ambiente marinho

No ambiente marinho, ondas de tempo bom, ondas de tempestades, fluxos de tempestades, correntes unidirecionais ou oscilatórias de longa duração e produtividade biológica são considerados os principais processos responsáveis pela gênese das acumulações esqueléticas. As concentrações fossilíferas resultantes destes processos podem ser geneticamente agrupadas em diversos tipos (Fürsich e Oschmann, 1993), cujas principais feições são descritas a seguir:

a) *Concentrações geradas por ondas de tempo bom*: Concentrações suportadas por bioclastos, exibindo baixo grau de seleção. Bioclastos fragmentados, desarticulados, com alto grau de abrasão são dominantes, ocorrendo em associação com outros elementos esqueléticos não-fragmentados. Esses, entretanto, são raros. Bioclastos incrustados e bi-



oerodidos podem estar presentes. Em seção, os bioclastos podem estar dispostos na matriz com a convexidade volta para cima (bivalves). Em planta, os bioclastos podem apresentar distribuição bimodal, a qual é caracteristicamente formada por ondas, o que estaria de acordo com os altos valores de abrasão e fragmentação dos bioclastos. Em muitos casos, a baixa seleção da matriz e dos bioclastos pode indicar deposição em um ambiente intermarés (*shoreface*).

b) *Concentrações geradas por ondas de tempestade*: A principal diferença entre essas concentrações e as geradas por ondas de tempo bom, diz respeito à melhor qualidade de preservação dos bioclastos nas concentrações formadas por ondas de tempestade. Tais concentrações exibem base erosiva, gradação e alguma seleção dos bioclastos (mistura de conchas fragmentadas e completas). Em planta e seção, os bioclastos estão distribuídos caoticamente na matriz. Bioclastos articulados (conchas de bivalves) são comuns, esses, porém, podem ou não exibir sinais de abrasão, bioerosão e incrustação. A ocorrência freqüente de conchas articuladas fechadas de invertebrados da infauna, nestas concentrações, indica exumação, reorientação e rápido soterramento de animais ainda vivos.

c) *Concentrações geradas por fluxos de tempestade*: Concentrações suportadas pelos bioclastos (coquinas), com base erosiva e gradação descontínua. Em seção, os bioclastos estão caoticamente distribuídos na matriz, com a convexidade voltada para cima ou para baixo, aninhados ou empacotados, às vezes exibindo alto índice de fragmentação e abrasão ou contendo mistura de bioclastos bem preservados (Fürsich e Oschmann, 1986, 1993; Simões e colaboradores, 1994, 1995). A principal diferença entre tais concentrações e as geradas por ondas de tempestade diz respeito à natureza da matriz que, no caso das concentrações formadas por fluxos de tempestade, é indicativa de transporte.

d) *Resíduos (lags) transgressivos*: Concentrações contendo bioclastos fragmentados ou não, desarticulados, exibindo intensa bioerosão e incrustação. Em planta, os bioclastos estão caoticamente distribuídos, embora, em seção, esses possam estar horizontalmente arranjados, de acordo com o plano de acamamento. O alto grau de retrabalhamento e a intensa ocorrência de bioerosão e incrustação indicam que os elementos esqueléticos sofreram prolongada exposição e transporte na interface água/sedimento, durante períodos de omissão ou erosão do fundo. Tais concentrações registrariam longos períodos de tempos.

e) *Concentrações condensadas*: Concentrações contendo bioclastos bem preservados em associação com outros exibindo intensa fragmentação, bioerosão e incrustação. Cimentação diagenética precoce (*hardground*) é comum. Associadamente podem ocorrer também concreções retrabalhadas. Elementos esqueléticos exibindo histórias tafonômicas distintas (mistura de bioclastos bem preservados e bioclastos incrustados) indicam a complexidade destas concentrações, sendo que o longo intervalo de tempo decorrido na sua gênese é evidenciado não apenas pela presença das concreções retrabalhadas, como pela ocorrência de *hardgrounds*.

f) *Concentrações primariamente biogênicas*: Concentrações suportadas por bioclastos ou não, contendo alta porcentagem de fósseis preservados em posição de vida, normalmente, incluindo invertebrados da epifauna, tais como: 1) bivalves gregários, 2) braquiópodes e 3) corais. A presença de conchas fragmentadas é reduzida, embora conchas incrustadas sejam comuns. A presença de fósseis da epifauna preservados em posição de vida indica pouco ou nenhum distúrbio de fundo, durante o soterramento final que deu origem a essas concentrações.

## Concentrações fossilíferas em ambientes continentais

A preservação de restos orgânicos pode ocorrer no meio subaéreo e subaquoso, embora o último seja muito mais efetivo neste sentido. Fósseis já foram reportados em sedimentos eólicos e tufos subaéreos, além de ocorrências em fendas cársticas (Schönfeld, 1911; Walker, 1973; Boy, 1977; Graham, 1981, Behrensmeyer e Hook, 1992). As principais ocorrências nos sistemas continentais, porém, são de origem fluvial, lacustrina ou de ambiente costeiro.

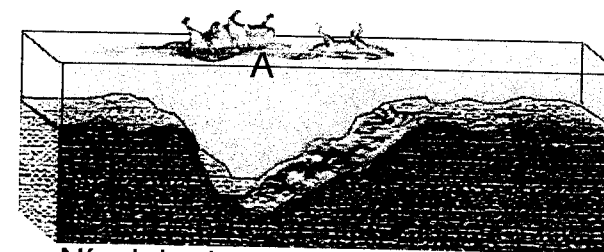
Ocorrências fossilíferas em *sistema fluvial* incluem, normalmente, macrofósseis representados por restos vegetais, tais como troncos, folhas, sementes e, mais raramente, flores. Insetos e conchas de bivalves, gastrópodes (dulcícolas ou terrestres) e conchostráceos, além de restos de vertebrados, são também comuns nas acumulações esqueléticas formadas em ambientes fluviais.

A geologia sedimentar distingue basicamente três tipos de sistemas fluviais pelo tipo de canais e pela facilogia produzida: o sistema meandrante, de canais altamente sinuosos e de forte movimentação lateral; o sistema anastomosado, com canais estacionários; e o sistema fluvial entrelaçado ou *braided*, que não apresenta planície de inundação.

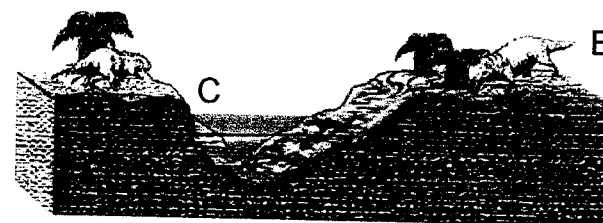
No caso dos sistemas fluviais meandrantas, as carcaças de vertebrados e restos vegetais podem ser incorporados à carga do canal (Figura 62A) e encalhar nos meandros do sistema de canais, sendo posteriormente recobertas pela sedimentação. Esqueletos de vertebrados, neste caso, podem ser preservados relativamente inteiros e articulados. Os restos na planície de inundação (Figura 62B) podem ser soterrados nas épocas de cheia, quando ocorrem rompimentos de diques e inundação da planície. Próximo ao canal os restos orgânicos podem ser soterrados pelos depósitos instantâneos do tipo dos *crevasse splay*, enquanto que mais distalmente a lama, levada por suspensão, recobre os restos de fauna e flora. Nesse sítio deposicional, carcaças inteiras e articuladas podem ser preservadas (vide, por exemplo, o antes discutido trabalho de Wood e colaboradores, 1988, resumido na figura 56). A migração lateral, característica dos sistemas meandrantas, pode erodir depósitos preexistentes, mobilizando restos pré-fossilizados, dentro do horizonte de solo e na planície de inundação (Figura 60C). Desta forma, ossos e fragmentos vegetais são incorporados à carga no canal, onde se misturam com ossos mais recentes, provenientes de animais recém-mortos e ainda sujeitos à necrólise e desarticulação.

As concentrações fossilíferas nesse tipo de sistema fluvial são, portanto, representativas de uma ampla faixa de tempo, podendo misturar restos de diversas gerações e comunidades distintas (da ordem de centenas a milhares de anos; Kidwell e Behrensmeyer, 1993), como já foi discutido antes. Em casos de intenso retrabalhamento do sistema fluvial, devido à acentuada avulsão de canais, o período de tempo representado pelas concentrações fossilíferas pode chegar à ordem de  $10^5$  anos (Behrensmeyer, 1982). Em outras palavras, o período desde o tempo deposicional do primeiro organismo morto até o último a integrar a concentração fossilífera é relativamente amplo e não pode ser esquecido no momento em que as paleocomunidades forem reconstituídas.

Já o sistema fluvial anastomosado, caracterizado por canais estacionários e ausência quase total de acreção lateral (Smith e Smith, 1983),



Nível do rio: alto



Nível do rio: normal

Figura 62  
Modo  
de formação  
de restos  
fossilíferos  
no ambiente  
fluvial  
(modificado  
de Simões  
e Holz, 2000).

apresenta tafocenoses com menor grau de mistura temporal, porque os depósitos na planície de inundação tendem a se preservar em função da inexistência de migração lateral dos canais e da conseqüente ausência de erosão de depósitos previamente formados. Portanto, o mecanismo tafonômico mostrado na figura 60C não é efetivo em sistemas fluviais do tipo anastomosado.

O terceiro tipo de sistema fluvial – o entrelaçado – é caracterizado por uma ampla zona de descarga, onde se desenvolvem múltiplos canais entrelaçados, separados por barras de canal mais ou menos amplas. Nas épocas de pouca chuva, apenas alguns cursos têm água em seus leitos, enquanto que nas cheias todo o sistema é ativo, com uma miríade de canais apresentando fortes fluxos d'água, resultando em uma facilogia dominada por conglomerados e arenitos. Esse tipo de sistema fluvial é de alta energia, tem grande descarga e não apresenta planície de inundação, o que resulta em registro faciológico no qual argilas e siltes são raros ou ausentes. Em função disso, apenas restos orgânicos de maior porte e resistência tendem a ficar preservados.

O ambiente lacustre também pode preservar invertebrados, vertebrados e restos vegetais. Existem vários tipos de lagos (lagos pantano-

sos, lagos temporários), mas os mais efetivos para preservação dos restos esqueléticos, são os lagos eutróficos (= ricos em nutrientes), já que o acúmulo de sedimento sapropélico favorece a conservação. Troncos e vertebrados podem ser transportados para dentro do sistema lacustre pelas correntes dos rios e constituírem registros alóctones.

A questão do tempo envolvido na formação dessas concentrações fossilíferas lacustres pode, em alguns casos, ser resolvida com desvelo. Depósitos várlicos permitem determinar, em casos extremos, até o ano da morte de determinado organismo (Wilson, 1987). Outra maneira de resolver a representatividade temporal média dessas ocorrências é a utilização de taxas de sedimentação de lagos holocênicos, podendo os dados serem extrapolados, posteriormente. O emprego desse procedimento, a maioria das ocorrências fossilíferas, em leitos com centímetros a decímetros de espessura, aponta um período de tempo médio de deposição, da ordem de  $10^3$  anos (Webb e Webb, 1988), a despeito do problema da ocorrência de eventos esporádicos (tempestades, correntes de turbidez). Esses eventos mobilizam, em muito pouco tempo, grande quantidade de sedimento impedindo o amplo emprego do cálculo de taxas médias de sedimentação.

Os chamados *ambientes transicionais*, como estuários, deltas e lagunas, são dominados, em maior ou menor grau, pela ação dos processos marinhos (ondas, marés, correntes) que constituem poderosos agentes de retrabalhamento.

Os sedimentos que melhor preservam organismos vindos dos ambientes continentais, são os deltaicos, especialmente, os dos deltas dominados pelos processos fluviais. Deltas de maré e aqueles dominados por ondas não são propícios para preservação, a não ser na forma de depósitos intensamente retrabalhados e com amplo acúmulo de esqueletos de gerações muito distintas. Acúmulos de invertebrados são freqüentes nesses sistemas. Entretanto, nestes sedimentos, restos de vertebrados são raros.

Existem algumas ocorrências de paleovertebrados em sedimentos de plataforma, dentro de um contexto paleoambiental dominado por tempestades. No Brasil, uma das mais conhecidas, é, possivelmente, a de messossaurídeos da Formação Irati (permiano) da Bacia do Paraná (Boy, 1977; Holz e Soares, 1995; Soares e Araújo-Barberena, 1997).

Quando formadas por tempestades, as *fossil-lagerstätten* apresentam mistura temporal da ordem de  $10^3$  a  $10^6$  anos (Kidwell, 1983; Staff e Powell, 1988) porque estes eventos freqüentemente misturam elementos

esqueléticos antigos e, muitas vezes, retrabalhados com elementos esqueléticos de animais recém-mortos. Durante a fase de baixa taxa de pouca sedimentação, no final de um ciclo transgressivo, quando se forma a chamada *seção condensada*, a mistura temporal das tafocenoses também é alta, da ordem de  $10^5$  a  $10^6$  anos (Kidwell, 1989; Brett e Baird, 1993).

## Famosas *fossil-lagerstätten*

Existem algumas localidades extremamente ricas em informações paleontológicas – são as *fossil-lagerstätten* de renome internacional, de localidades mundialmente conhecidas. O Folhelho de Burgess, o calcário de Solnhofen e os pelitos de Mazon Creek são apenas alguns exemplos. No Brasil, existe a famosa ocorrência da Chapada de Araripe, com seus peixes fósseis contrabandeados para fora do País e amplamente comercializados; a famosa fauna de mamíferos de Itaboraí e os sítios de paleovertebrados triásicos da região de Santa Maria e São Pedro, no Estado do Rio Grande do Sul; para citar apenas algumas ocorrências brasileiras com *status* de *fossil-lagerstätten*.

O folhelho de Burgess, termo informal que designa uma rica ocorrência de invertebrados fósseis contida na Formação Stephen, do Eo-Cambriano do Canadá, foi longamente prospectado a partir do início do século. Estima-se que aproximadamente 65 mil espécimes foram recuperados, embora a diversidade dessa tafocenose seja baixa: apenas nove espécies correspondem a 90% da paleofauna, entre formas bentônicas e pelágicas (Conway Morris, 1990). A biota claramente não vivia onde foi soterrada, e os indícios faciológicos levam a estabelecer a hipótese que condições anóxicas mataram a biota, tendo como causa primordial escorregamentos no talude de um recife. A fauna vivente nas águas rasas junto ao recife era transportada para águas mais profundas e lá soterrada pelo sedimento pelítico. A relação entre ambientes de diferentes profundidades muito próximos um ao outro fica clara pelas relações estratigráficas (Figura 63A): os dolomitos da Formação Cathedral, adjacente aos folhelhos fossilíferos da Formação Stephen ou “Burguess Shale”, eram provavelmente o sítio onde vivia a biota antes de ser transportada para as águas mais profundas.

A fauna de Burgess é importante porque mostra que a chamada “explosão cambriana” da vida no planeta foi extremamente rica e diversificada. Existem fósseis no Folheto de Burgess que não têm parentes na fauna dos dias atuais nem na do paleozóico; são grupos de animais que surgiram muito rapidamente e se extinguíram ainda no cambriano, sem deixar descendência. Alguns animais são de fato morfológicamente bizarros, como é o caso do *Anomalocaris*, do *Wiwaxia* ou do *Hallucigenia* (Figura 63B).

Outro exemplo de *fossil-lagerstätte* que tem origem em escorregamentos é a dos plateossauros de Trossingen (Alemanha). Esses répteis bípedes do neotriásico da Europa (Figura 64A) viviam em um ambiente semi-árido e tinham a sua distribuição condicionada pela existência intermitente de lagos. O modo tafonômico de ocorrência (esqueletos articulados, vide figura 64B), as evidências sedimentológicas (a rocha encaixante é um lamito) e as evidências paleontológicas (distribuição de classes de idades) indicam que a mortandade foi repentina, catastrófica (porque pegou toda a população de plateossauros, vide a ausência de bimodalidade na distribuição mostrada na figura 64C) e teve sua origem em escorregamentos de lama nas margens dos grandes oásis que os plateossauros habitavam (Weishampel e Westphal, 1986).

O famoso Folheto de Hunsrück, do devoniano da Alemanha, registra quatrocentas espécies de organismos bentônicos e nectônicos, entre equinodermas, moluscos e agnatos. São tafocenoses resultantes de soterramento instantâneo (*obruption deposits*) que tiveram como gatilho a atividade tectônica da bacia durante o devoniano, relacionada ao ciclo tectônico conhecido, na Europa, como ciclo varciniano (fechamento do oceano Iapetus e colisão da Europa com a placa norte-americana). Cada pulso tectônico e conseqüente movimentação dos elementos estruturais da bacia resultaram em pulsos sedimentares que, em última análise, soterraram a biota marinha na zona costa afora da bacia.

A área fossilífera de Mazon Creek, no Illinois (Estados Unidos), contém uma abundante e diversa biota de animais terrestres, estuarinos e marinhos do carbonífero superior. Essa fauna vivia em um ambiente estuarino-deltaico, sujeito as flutuações naturais desse tipo de ambiente. As evidências sedimentológicas e paleontológicas indicam que a causa primordial de geração dessa *fossil-lagerstätte* foram grandes inundações do sistema fluvial, que vitimavam a biota terrestre,

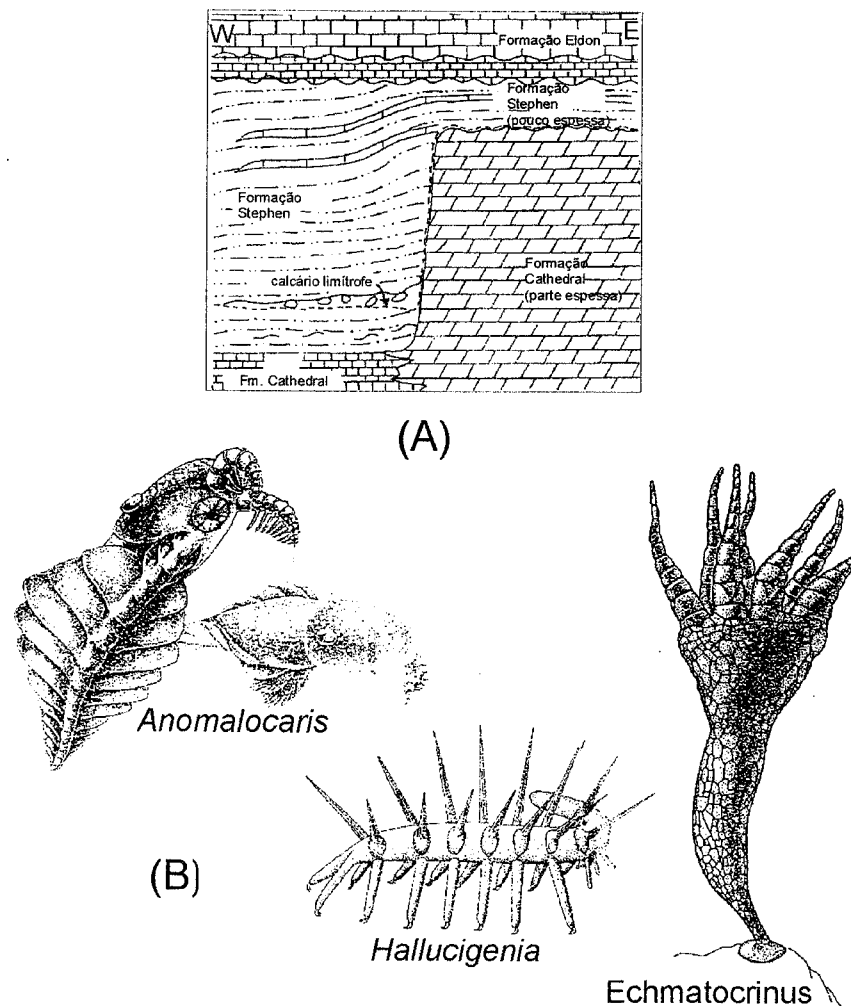


Figura 63 – A *fossil-lagerstätte* de Burgess Shale: a relação estratigráfica entre as formações Stephen (“Folheto Burgess”) e Cathedral (A) e alguns animais estranhos da paleobiota (B), representando formas de vida que surgiram rapidamente na Terra do cambriano e se extinguíram sem deixar descendentes na fauna paleozóica (ilustrações tiradas de Briggs e colaboradores, 1994).

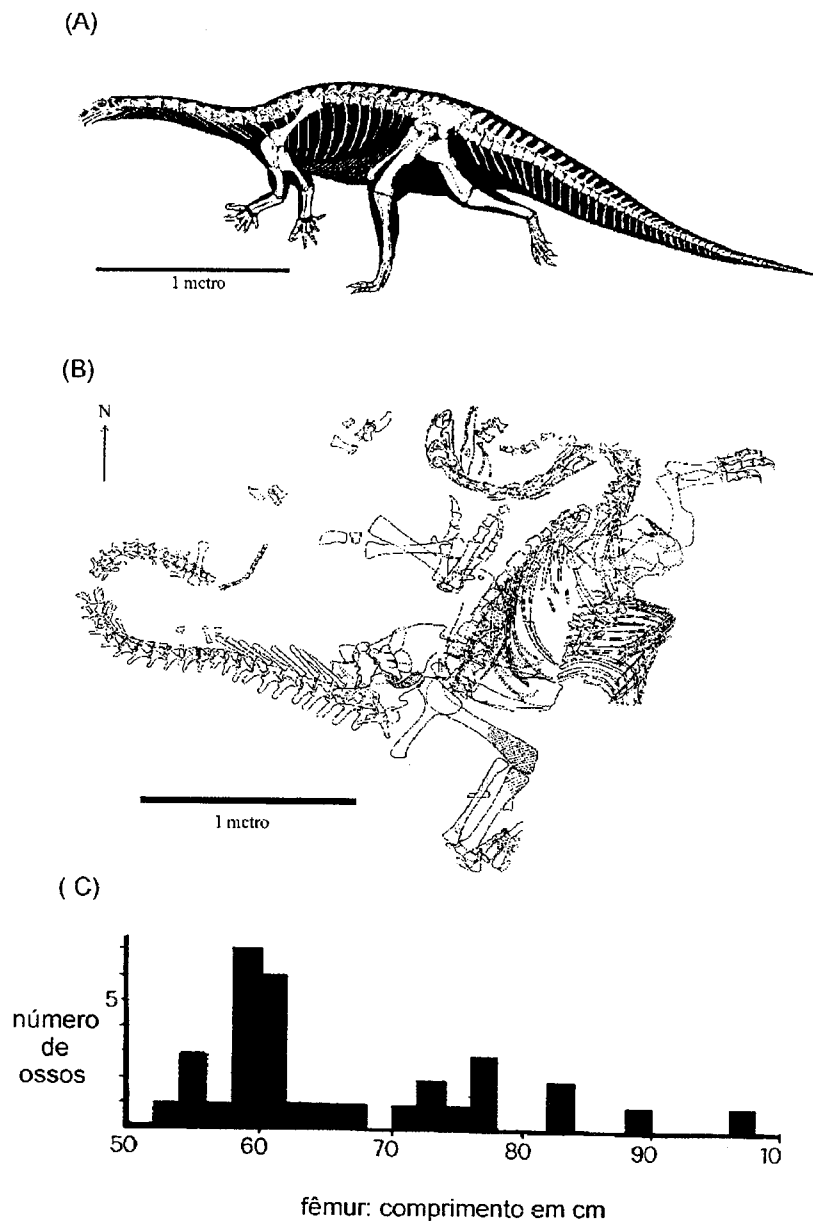


Figura 64 – Plateossauros da *fossil-lagerstätte* de Trossingen/Alemanha: a) mostra uma reconstituição, b) o modo tafonômico de preservação e c) as classes de tamanho de fêmures (=idades), cuja distribuição é interpretada como sendo um indicio de morte não-seletiva (de Weishampel e Westphal, 1986).

provocando a mistura com a biota dos ambientes transicional e marinho. Essa biota marinha era morta em consequência da grande quantidade de água doce introduzida nos ambientes salinos e devido ao aporte anormal de sedimentos durante as enchentes (Baird, 1995).

A maioria das famosas *fossil-lagerstätten* são produto de eventos extraordinários, como já foi discutido no capítulo anterior: os eventos como tempestades e enchentes são fundamentais para a formação do registro geológico, mas não a sedimentação do dia-a-dia. De fato, chama a atenção que o fator genético comum da maioria das *fossil-lagerstätten*, tanto as mundialmente famosas quanto as menos conhecidas é o fator *evento*. De alguma forma, na maioria dos casos, eventos de maior magnitude, como grandes tempestades, são responsáveis pela formação dos jazimentos fossilíferos. Embora os processos do dia-a-dia sejam importantes do ponto de vista da biota e da dinâmica de manutenção de seu espaço vital (clima etc.), são os eventos raros e de magnitudes muito grandes os responsáveis pela formação do registro paleontológico.

As margas de Holzmaden (jurássico) ou os calcários de Solnhofen (cretáceo), por exemplo, contêm fósseis dos mais abundantes, desde foraminíferos até ictiossauros, além da primeira ave, o famoso *Archaeopteryx*. Ambas as *fossil-lagerstätten* representam depósitos de estagnação, induzidos pelos sedimentos que eram mobilizados durante grandes tempestades.

No Brasil existem algumas ocorrências desse tipo. São tafocenoses que, sem dúvida, podem receber o *status* de *fossil-lagerstätten*. O exemplo mais conhecido é, sem dúvida, a ocorrência da paleoictiofauna da conhecida Chapada do Araripe, uma bacia encravada no Nordeste da plataforma brasileira e preenchida por sedimentitos mesozóicos. Os peixes fósseis são encontrados nos calcários e siltitos da Formação Santana, do Aptiano/Albiano (cretáceo). As concreções que contêm os peixes fósseis, ou ictiolitos, são conhecidas mundialmente desde o século passado, devido à sua abundância, diversidade e excelência do estado de preservação (Figura 65). A região, no cretáceo, formava um ambiente costeiro, com baías, praias, estuários e planícies de maré, isto é, ambientes de águas mixohalinas (Beurlen, 1971). A proximidade com o mar é atestada pela presença de microfósseis marinhos (ostracodes, dinoflagelados) junto aos níveis de paleoictiolitos (Maisey, 1991). O evento de mortandade ainda não é perfeitamente elucidado, mas evidências de tempestades (Della

Fávera, 1987) indicam que a mobilização de sedimento durante esse tipo de evento pode ter introduzido modificações no ambiente, fechando o contato das lagunas e baías com o mar aberto e matando a ictiofauna em consequência da estagnação das águas.

Outras ocorrências fossilíferas brasileiras podem ser consideradas *fossil-lagerstätten*, como a dos ungulados e invertebrados terrestres de Itaboraí (Rio de Janeiro), a dos titanossaurus de Minas Gerais ou da paleoherpetofauna triásica do Rio Grande do Sul. Também algumas ocorrências da Formação Ponta Grossa (devoniano) do Estado do Paraná, da Formação Rio do Sul (permiano inferior), região de Teixeira Soares, Paraná (Simões e Rocha-Campos, 1994) e da Formação Piauí, região de Teixeira de Freitas, Piauí (Anelli e colaboradores, 1998), todas contendo invertebrados bentônicos da epifauna e da infauna preservados em posição de vida, poderiam ser consideradas como *fossil-lagerstätten*. Todas são resultado de uma associação peculiar de fatores geológicos e biológicos que produziram tafocenoses extremamente ricas ou com valiosas informações paleobiológicas.



Figura 65 – Concreção contendo um espécime de *Rhacolepis* sp., da Formação Santana, cretáceo da Bacia do Araripe. Notar perfeição da preservação dos detalhes anatômicos. O espécime tem 10 centímetros de comprimento e está depositado no Museu de paleontologia do IG/UFRGS.

## Tafonomia Experimental

### Introdução

Nos últimos vinte anos, em semelhança com o que ocorreu na estratigrafia, houve um crescente aumento na procura por modelos na tafonomia, na tentativa de entender alguns processos tafonômicos, tais como a necrólise, a desarticulação e a fragmentação, e o transporte, a partir de experimentos rigorosamente conduzidos no campo e em laboratório. O fato desta abordagem ganhar força, nos últimos anos (veja, por exemplo, Parsons-Hubbard e colaboradores, 1999; Walker e Goldstein, 1999), é reflexo, em parte, da relutância de muitos paleontólogos treinados como geólogos em aplicar diretamente seu conhecimento sobre movimento de partículas, seleção hidráulica, processos geoquímicos ao estudo dos fósseis e desenvolver experimentos físico-químicos para entender a formação de ocorrências fossilíferas.

O início deste tipo de abordagem remonta ao início do século, como já foi visto com a escola alemã de actuopaleontologia, cujos integrantes, como actualistas, entendiam que “o presente é a chave para o passado” (vide segundo capítulo). Essa abordagem é muito válida, mas tem restrições, como já foi discutido antes: embora os processos do passado geológico possam ter sido essencialmente os mesmos que ocorrem hoje e são observáveis na natureza e parcialmente reproduzíveis em laboratório, o registro não o é. Em outras palavras: dificilmente pode-se observar a formação do registro sedimentar e devido ao fato da frequência dos eventos sedimentares significativos ocorrerem em intervalos de tempo com magnitude maior do que a escala temporal da observação humana. Para fazer uma observação ou um experimento realmente válido, o pesquisador teria que viver pelo menos  $10^4$  ou  $10^5$  anos.

Ciente desta limitação e com o devido cuidado nas generalizações e extrapolações, a experimentação em tafonomia é válida e significati-

Fávera, 1987) indicam que a mobilização de sedimento durante esse tipo de evento pode ter introduzido modificações no ambiente, fechando o contato das lagunas e baías com o mar aberto e matando a ictiofauna em consequência da estagnação das águas.

Outras ocorrências fossilíferas brasileiras podem ser consideradas *fossil-lagerstätten*, como a dos ungulados e invertebrados terrestres de Itaboraí (Rio de Janeiro), a dos titanossaurus de Minas Gerais ou da paleoherpetofauna triásica do Rio Grande do Sul. Também algumas ocorrências da Formação Ponta Grossa (devoniano) do Estado do Paraná, da Formação Rio do Sul (permiano inferior), região de Teixeira Soares, Paraná (Simões e Rocha-Campos, 1994) e da Formação Piauí, região de Teixeira de Freitas, Piauí (Anelli e colaboradores, 1998), todas contendo invertebrados bentônicos da epifauna e da infauna preservados em posição de vida, poderiam ser consideradas como *fossil-lagerstätten*. Todas são resultado de uma associação peculiar de fatores geológicos e biológicos que produziram tafocenoses extremamente ricas ou com valiosas informações paleobiológicas.



Figura 65 – Concreção contendo um espécime de *Rhacolepis* sp., da Formação Santana, cretáceo da Bacia do Araripe. Notar perfeição da preservação dos detalhes anatômicos. O espécime tem 10 centímetros de comprimento e está depositado no Museu de paleontologia do IG/UFRGS.

## Tafonomia Experimental

### Introdução

Nos últimos vinte anos, em semelhança com o que ocorreu na estratigrafia, houve um crescente aumento na procura por modelos na tafonomia, na tentativa de entender alguns processos tafonômicos, tais como a necrólise, a desarticulação e a fragmentação, e o transporte, a partir de experimentos rigorosamente conduzidos no campo e em laboratório. O fato desta abordagem ganhar força, nos últimos anos (veja, por exemplo, Parsons-Hubbard e colaboradores, 1999; Walker e Goldstein, 1999), é reflexo, em parte, da relutância de muitos paleontólogos treinados como geólogos em aplicar diretamente seu conhecimento sobre movimento de partículas, seleção hidráulica, processos geoquímicos ao estudo dos fósseis e desenvolver experimentos físico-químicos para entender a formação de ocorrências fossilíferas.

O início deste tipo de abordagem remonta ao início do século, como já foi visto com a escola alemã de actuopaleontologia, cujos integrantes, como actualistas, entendiam que “o presente é a chave para o passado” (vide segundo capítulo). Essa abordagem é muito válida, mas tem restrições, como já foi discutido antes: embora os processos do passado geológico possam ter sido essencialmente os mesmos que ocorrem hoje e são observáveis na natureza e parcialmente reproduzíveis em laboratório, o registro não o é. Em outras palavras: dificilmente pode-se observar a formação do registro sedimentar e devido ao fato da frequência dos eventos sedimentares significativos ocorrerem em intervalos de tempo com magnitude maior do que a escala temporal da observação humana. Para fazer uma observação ou um experimento realmente válido, o pesquisador teria que viver pelo menos  $10^4$  ou  $10^5$  anos.

Ciente desta limitação e com o devido cuidado nas generalizações e extrapolações, a experimentação em tafonomia é válida e significati-

va como geradora de conhecimento e de modelos explicativos. Alguns trabalhos desse tipo são hoje clássicos. Na área de invertebrados pode-se destacar o trabalho pioneiro de Chave (1964) sobre o desgaste e fragmentação de moluscos bivalves marinhos, usando tambores em rotação, onde eram colocadas conchas de diferentes espécies junto com seixos de *chert* como abrasivo (Figura 66).

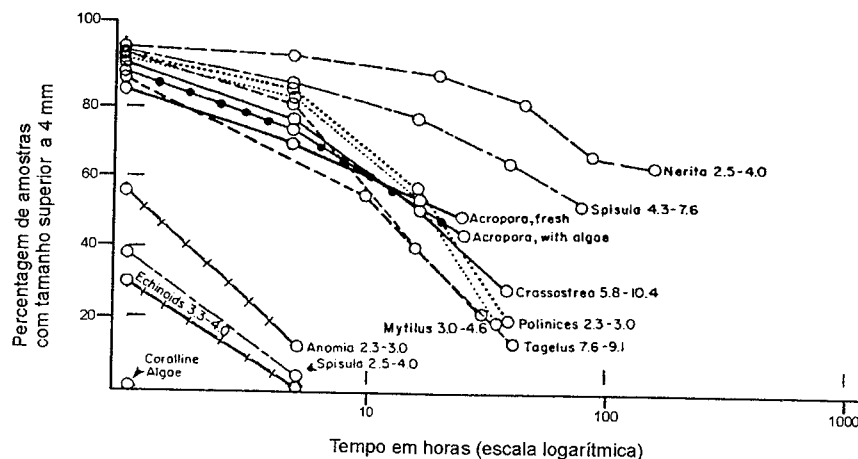


Figura 66 – Resumo gráfico dos experimentos de Chaves, investigando a durabilidade de conchas de moluscos em tambores rotatórios com seixos de *chert* como abrasivo: as diferentes espécies têm durabilidade muito diferente (o número junto aos nomes das espécies mostra o tamanho inicial, em centímetros, dos espécimens utilizados (Chaves, 1964).

Na área de vertebrados destacam-se os experimentos de Voorhies (1969) sobre transporte de ossos (vide os *Grupos de Voorhies* discutidos no terceiro capítulo) e os de Dodson (1973) sobre decaimento de tecidos de vertebrados aquáticos modernamente, este ramo da tafonomia ganhou novo impulso (veja uma revisão em Brett, 1995), inclusive com a condução de projetos multidisciplinares de longa duração (aproximadamente dez anos), tais como o Shelf and Slope Experimental Initiative – SSETI que vem investigando diversos aspectos (bioerosão, fragmentação) de preservação de restos esqueléticos de animais marinhos, no Golfo do México em ambientes de águas relativamente profundas, até 700 metros e nas Bahamas, em águas com até 350 metros de profundidade. Anteriormente a este projeto a maioria dos experimentos de

campo, nesta área, estava restrita aos ambientes de águas muito rasas (costeiros) dada a maior facilidade de acesso ao material no assoalho oceânico.

## Experimentos em tafonomia

Por experimental entende-se a investigação de algumas variáveis sob condições controladas (monitoradas) em laboratório ou sistemas naturais correspondentes, investigação que permita replicação e repetição de processos e resultados. Simplificando condições e explorando o efeito das mudanças nas variáveis, pode-se investigar os fatores mais importantes (durabilidade dos esqueletos, taxas de sedimentação) que influenciam a fossilização.

Experimentos podem indicar quais são os organismos com maior potencial de fossilização (fator intrínseco) e sob que condições particulares (fatores extrínsecos) estes se preservariam. Evidências destas condições poderiam ser, posteriormente, identificadas no registro fóssil, sendo relevantes para os estudos paleoambientais e paleoecológicos.

O decaimento aeróbio, por exemplo, é um dos fatores que operam “contra” a fossilização, destruindo carcaças, influenciando na preservação de tecidos moles, afetando a dissolução e desintegração do material esquelético, promovendo a formação de minerais autigênicos nos sedimentos e influenciando o tipo de biomoléculas que serão preservadas (Briggs, 1995).

A documentação dos estágios através dos quais diferentes organismos sofrem decomposição é uma base essencial para a interpretação de táxons fósseis similares preservados. Experiências com taxas de decaimento permitem avaliar o tempo e as condições requeridas na fossilização, e indicam o potencial de preservação de diferentes tecidos. Pode-se determinar as condições requeridas para inibir o decaimento e promover a preservação de tecidos moles e biomineralizados, bem como investigar o papel de fatores como oxigenação, temperatura, salinidade, bactérias aeróbias, sulfato e outras substâncias químicas na fossilização.

Muitos desses experimentos são puramente intuitivos e possuem uma base científica precária devido a um importante fator limitante, isto é o



tempo geológico – o único não reproduzível experimentalmente. Desta forma, os experimentos em tafonomia serão sempre incompletos. Contudo, mesmo considerando que a formação do registro sedimentar e fossilífero é de difícil visualização, alguns dos processos não o são. O processo de seleção hidráulica, por exemplo, com a interação entre velocidade de correntes, por um lado, e peso e formato do lito ou bioclasto, por outro, é algo que se repete independente do tempo considerado. Para isso, entretanto, é necessário considerar que os fatores globais, como o campo gravitacional da Terra ou o comportamento hidráulico de um fluxo d'água tenha sido o mesmo ao longo do tempo geológico. De um pouco de uniformitarianismo huttoniano, portanto, a tafonomia, assim como ciências afins como a sedimentologia, não pode se esquivar.

A despeito dos fatores limitantes na análise tafonômica experimental, já comentados, vários resultados interessantes e importantes para entender os processos de fossilização são reportados na literatura. A seguir, alguns desses experimentos são relatados, para ilustrar o *modus operandi* do tafônomo experimental e para mostrar detalhes do tipo de resultado que pode ser alcançado, mesmo considerando que a tafonomia é uma ciência histórica, trabalhando, portanto, não com processos visíveis e observáveis, mas com o registro de processos que ocorreram, na maioria das vezes, em um passado longínquo e inalcançável para o observador humano. Em resumo, assumindo um certo grau de uniformitarianismo, a experimentação em tafonomia é válida e fornece resultados conclusivos e significativos para o entendimento dos processos que levam à fossilização, como será discutido a seguir.

## Tafonomia experimental na área de invertebrados

Um dos aspectos tafonômicos muito estudados experimentalmente é o da decomposição, porque os processos de decaimento dos tecidos e a conseqüente desarticulação esquelética influem muito na qualidade final da tafocenose. Além desses, os experimentos de destruição *post-mortem* dos restos esqueléticos estão dentre os mais comumente empregados na tafonomia experimental de macroinvertebrados marinhos, tendo iniciado com o clássico trabalho de Chave (1964), utilizan-

do o chamado “tambor tafonômico”. Experimento semelhante vem sendo realizado no Brasil, por Torello e Simões (em preparação), em que 10 valvas pediculares do braquiópode vivente *Bouchardia rosea*, um terebratulídeo, e 10 valvas do molusco bivalve *Anomalocardia brasiliiana*, todas de mesmo tamanho, foram submetidas a 26 horas de processo de tamboreamento. Após o final do experimento, notou-se que os restos esqueléticos de conchas de braquiópodes maiores que 2mm, após 18 horas reduziram-se a zero. Já as conchas de bivalves, após as 26 horas de tamboreamento foram reduzidas a aproximadamente 64% da massa total do material original. O comportamento dos dois táxons que possuem conchas com microestrutura distintas, ante à destruição física produzida pelo tambor tafonômico é claramente diferenciável. Os resultados mostraram que as conchas de braquiópodes são destruídas aproximadamente dois vezes mais rápido do que a dos bivalves.

No que se refere à decomposição, Plotnick (1986) relata um experimento interessante investigando a decomposição de crustáceos (decápodes da espécie *Pandalus danae*) em ambiente de planície de maré, próximo à Ilha de San Juan, Puget Sound, Washington. A atuação dos processos de necrólise, nesse organismo, foi monitorada e analisada através de carcaças soterradas pelo autor em dois locais da planície de maré e, para fins de comparação, em jarras de vidro contendo areia e lama. O autor constatou que as carcaças se decompõem muito rápido (dentro de quatro semanas) e sua preservação é muito afetada pela bioturbação nos primeiros centímetros de profundidade de soterramento. Assim, conclui que o potencial de preservação de crustáceos do tipo estudado é baixo se as carcaças não forem soterradas imediatamente a grandes profundidades, da ordem de decímetros, o que requer um evento sedimentar de magnitude (corrente de turbidez). Conclui também que a bioturbação crescente ao longo do passado geológico (ela é menor no início do fanerozóico do que nos dias atuais) deve influir no potencial de preservação de crustáceos. Assim, certo tendenciamento na preservação de carapaças de crustáceos deve ser esperado ao longo do fanerozóico, já que a sua preservação é afetada pelo tipo e quantidade de organismos bentônicos marinhos, escavadores. Esse experimento, portanto, pode estar mostrando que as tafocenoses de crustáceos podem apresentar tendenciamento em favor dos restos esqueléticos com maior potencial de fossilização (durabilidade) sendo, por-

tanto, cada vez mais pobres do ponto de vista da qualidade da informação paleoecológica e evolutiva, preservada.

De fato, os aspectos já citados não apenas afetam o registro fóssil dos artrópodes. Por exemplo, no caso dos moluscos bivalves, o surgimento das conchas calcíticas (mecanicamente mais resistentes que as aragoníticas) e de um hábito de vida escavador profundo parecem facilitar a preservação desses, em detrimento das formas de epifauna ou escavadores rasos, com conchas aragoníticas, novamente tornando o registro paleontológico tendencioso (Simões e colaboradores, 2000).

Norris (1989), por outro lado, investigou um aspecto interessante dos processos de fossilização, que é a preservação de tecidos moles, especialmente de órgãos internos. Norris estava preocupado com os animais de corpo mole preservados no já comentado Folhelho de Burgess. Naquele famoso sedimentito, alguns animais com corpo similar a medusas não apresentam evidências de tentáculos, estruturas de boca e órgãos internos, o que dificulta a sua identificação como cnidários (veja Seilacher, 1984, para uma opinião filogenética distinta). Norris (1989) acondicionou medusas atuais entre camadas de sedimento, separadas por folhas de plástico (menos na região em volta do corpo). Após um certo período de compressão, as “fatias” de sedimento eram congeladas para permitir sua perfeita separação e a observação das impressões deixadas no sedimento após a necrólise das carcaças. Norris constatou que muito freqüentemente algumas importantes feições orgânicas não apareciam nas impressões, as quais originalmente estavam presentes nas carcaças examinadas antes da decomposição. Desse fato, o autor concluiu que essas estruturas são difíceis de serem preservadas por impressão e que sua ausência em fósseis, como, por exemplo, nos do Folhelho Burgess, não é atípica.

Por outro lado, a tafonomia experimental pode ser utilizada para elucidar a presença de certas estruturas orgânicas, cuja ocorrência pode ser melhor entendida com o auxílio de um experimento tafonômico. Por exemplo, depois das famosas descobertas do animal conodonte nos Folhelhos Soom do ordoviciano da África do Sul (Aldridge e colaboradores, 1993), uma certa dúvida se estabeleceu: a linha dupla que percorre o corpo do animal fóssil é a marca do intestino ou de fato da notocorda, isto é: a estrutura primordial de todo animal vertebrado? Essa questão crucial foi resolvida através de experimentos de decaimento

(necrólise) do cefalocordado *Branchiostoma*. Carapaças deste animal foram mergulhadas em água marinha, com 20°C de temperatura (Briggs e Kear, 1994). Os experimentos tafonômicos mostraram que os órgãos internos, incluindo os intestinos dos animais, eram decompostos rapidamente, via de regra em uma semana. A notocorda, por sua vez, se mostrou muito resistente à necrólise, resistindo por trinta dias ou mais. Desta forma, os autores concluem que as marcas duplas nos fósseis são de fato vestígios da notocorda e não do intestino.

Estudo com simulação foi conduzido por Mendes (1998) para elucidar a preservação de partes moles de insetos da da Formação Santana, do cretáceo da Bacia do Araripe, no Nordeste do Brasil. O excelente estado de preservação dos fósseis daquela formação é conhecido internacionalmente. Dentre os vários grupos, destacam-se os insetos fósseis que, apesar de sua fragilidade frente aos processos de necrólise e desarticulação, estão preservados de forma articulada e tridimensionalmente. Uma pergunta sempre intrigou os pesquisadores: quanto tempo esses insetos permaneceram no corpo d'água até serem soterrados? Partindo dessa idéia foram montadas duas simulações tafonômicas utilizando as baratas atuais (*Periplaneta americana*), jogados em um aquário de fundo lodoso, sendo feito duas simulações:

Simulação 01 – fundo de calcário com 1cm de lâmina de água.

Simulação 02 – fundo de calcário com 5cm de lâmina de água.

As etapas de desarticulação foram observadas a cada 24 horas, obtendo-se os seguintes resultados conforme resumido na figura 67.

Pelas observações realizadas nas duas simulações, Mendes (1998) concluiu o seguinte:

- As baratas fossilizadas com as asas abertas, provavelmente isto indica que elas caíram na água ainda vivas;

- O antigo paleolago tinha uma profundidade maior que 1cm;

- As baratas ficaram no máximo 48 horas na lâmina de água até serem soterradas;

- A seqüência de desarticulação, por ordem cronológica, foi:

- a) fragmentação das antenas;

- b) fragmentação do abdome;

- c) fragmentação das pernas;

- d) fragmentação da asa (tégmina);

- e) fragmentação do pronoto.













		Simulação 01	Simulação 02
aprox. 20 dias ↓	Desarticulação das antenas		
	Desarticulação das pernas		
	Desarticulação do abdome		
	Desarticulação da asa (tégmina)		
	Desarticulação do pronoto		
	Desarticulação total		

Figura 67 – Experimento de tafonomia de insetos.

Contudo, a decomposição pode afetar também a dissolução e desintegração de tecidos biomineralizados, como mostraram experimentos tafonômicos realizados por Glover e Kidwell (1993). Os autores mostraram que o decaimento dos constituintes orgânicos de moluscos têm influência decisiva sobre a sua destruição. Inicialmente, após a morte do animal, a matriz orgânica protege a concha dos processos tafonômicos destrutivos, mas o progressivo decaimento causa a separação das conchas

e sua conseqüente desintegração, além de permitir sua dissolução. Segundo os autores, isso possivelmente introduz um tendenciamento no registro fóssil desse organismo, já que moluscos diferentes têm diferentes massas de tecidos moles e terão história de necrólise e destruição *post-mortem* diferentes, mesmo sob condições ambientais iguais.

Experimentos realizados com foraminíferos por Kotler e colaboradores. (1992), para citar um exemplo de microorganismo marinho, mostraram resultados semelhantes aos observados por Glover e Kidwell (1993). Em outras palavras: as testas de foraminíferos pertencentes a diferentes táxons, com composição química e microestruturas distintas mostraram diferentes graus de resistência a dissolução e a abrasão. Conclui-se, desse fato, que o registro fóssil de foraminíferos sempre apresentará um tendenciamento, mais favorável a preservação das formas mais resistentes.

No geral, portanto, o que os estudos de tafonomia experimental têm demonstrado é que a ausência ou baixa representatividade de determinado táxon, em uma dada tafocenose não necessariamente implica na sua ausência ou baixa representatividade, em vida, na comunidade original, pois este pode refletir seu potencial de resistência a dissolução e abrasão e, portanto, seu potencial diferenciado de fossilização.

Outros aspectos tafonômicos em invertebrados também podem ser estudados por experimentos, inclusive utilizando modelos artificiais, em escala. Lask (1993), por exemplo, estudou o comportamento de carcaças de trilobitas, durante transporte e deposição. O autor produziu escleritos artificiais em massa epóxi, ou seja, fez moldes de segmentos corporais dos trilobitas, comumente pigídios e céfalos, que são os mais robustos. Para investigar a influência da forma dos escleritos, Lask trabalhou com moldes de exemplares enrolados e estendidos; para investigar a influência do peso, trabalhou com moldes de densidades diferentes (de 1.2 a 2.6). Cada molde era colocado em um tanque de fluxo controlado e a velocidade limiar de transporte (=velocidade mínima para deslocar o trilobita) anotada para as duas posições (concavidade do molde para cima e para baixo). O fundo do tanque continha areia fina para observar a influência da formação de ondulações (isto é, *ripples* de fluxo unidirecional) sobre o comportamento hidráulico dos escleritos. Os experimentos demonstraram que os espécimens enrolados entram em movimento a velocidades muito baixas (0.13 a 0.18 m/sec), e que a

maioria dos escléritos é transportado a partir de velocidades entre 0.20 e 0.35 m/sec, dependendo da densidade. Os pigídios se mostraram mais estáveis do que os céfalos. Na posição estável (isto é, com a concavidade para baixo) e em velocidades de fluxo até 0.5 m/sec, os escléritos não são removidos e sim recobertos pelo sedimento. O estudo de Lask ajuda a interpretar as ocorrências de trilobitas e mostra que os escléritos podem ser úteis como indicadores de paleocorrentes e condições hidráulicas do paleoambiente.

Orientação de fósseis e sua utilização como indicador de paleocorrentes, como mostrado no quarto capítulo, é metodologia de análise tafonômica oriunda de experimentos. Trabalhos como o anteriormente comentado (Lask, 1993) mostram que as condições hidráulicas do paleoambiente podem efetivamente ser interpretadas a partir dos fósseis, quando comparados com dados obtidos em experimentos.

Um trabalho clássico é o de Allen (1984) que mostra os resultados de experimentos de assentamento e posicionamento de conchas de bivalves. O autor utilizou-se de 176 valvas de 16 espécies de moluscos bivalves viventes que ocorrem na Europa, além de 16 moldes artificiais, confeccionados em plástico. Esse estudo mostrou que as propriedades que mais influem no comportamento hidráulico são o grau e tipo de simetria da valva, o grau de alongamento, de curvatura e a presença e a distribuição da ornamentação na superfície da valva. As variáveis são muitas e dependem do táxon considerado, mas alguns conhecimentos bioestratinômicos básicos, como o conceito de posição de estabilidade (quarto capítulo) ou o processo de aninhamento de conchas provêm de experimentação.

## Tafonomia experimental na área de vertebrados

Como os esqueletos de vertebrados geralmente comportam elementos maiores e mais resistentes relativamente aos invertebrados, os experimentos na área de vertebrados têm uma tendência de se preocupar menos com a questão da necrólise e mais com a questão do transporte de ossos, sua resistência frente a esse transporte e seu efetivo potencial de preservação após retrabalhamentos significativos.

Nessa área, um dos mais importantes para a tafonomia experimental de vertebrados é o já mencionado trabalho de Voorhies (1969), artigo que pode ser considerado um clássico para a tafonomia experimental. No corpo apêndicular de seu artigo, Voorhies apresenta os resultados de um experimento de dispersão em água corrente, efetuado com ossos de coiotes e ovelhas, chegando a conclusões importantes para a interpretação de qualquer tafocenose para-autóctone ou alóctone de paleo-vertebrados:

1) esternos e vértebras sacrais, mais porosas, tendem a flutuar antes de se encharcar e afundar na água, sendo, portanto, facilmente transportadas a grandes distâncias;

2) ossos longos se orientam perpendicular à direção da corrente se a lâmina d'água for muito baixa, permitindo eventual exposição de alguma parte do osso; e se orientam paralelamente à corrente em águas mais profundas;

3) mandíbulas, sendo levemente convexas, ficam com a convexidade para baixo em correntes fracas, virando em correntes mais fortes, posicionando-se com a convexidade para cima;

4) o comportamento hidráulico dos elementos esqueléticos e a consequente seleção destes, em uma corrente, é um fator importante de tendenciamento das tafocenoses. O autor estabelece três grandes grupos de transporte, os chamados *Grupos de Voorhies*, até hoje utilizados nas análises tafonômicas (no terceiro capítulo – aspectos de transporte em vertebrados).

Outros autores estudaram a questão do transporte de ossos, utilizando-se de canais naturais no lugar de aparatos em laboratório. Por exemplo, Lawton (1977), para elucidar a questão do transporte em uma tafocenose de dinossauros da Formação Morrison (Estados Unidos), realizou uma experiência com ossos de grandes mamíferos (ungulados), espalhados na margem de um rio e monitorados durante as cheias. A autora constatou que, mesmo durante as fases de maior energia do rio, o transporte dos ossos maiores foi pouco significativo, da ordem de 60 metros. Por outro lado, apenas 20 % dos ossos espalhados foi recuperado, o que indica que a maior parte dos elementos esqueléticos, por ter um tamanho menor, foi transportado para tão longe a ponto de não ser mais recuperado. Esse experimento demonstra que existe um forte tendenciamento de preservação para ossos grandes no registro fóssilífero.

À mesma conclusão chegou Dodson (1973), ao estudar o significado tafonômico de tafocenoses compostas por ossos muito pequenos. O autor colocou um rato, um sapo e uma rã em um aquário de aproximadamente 570 litros e observou o comportamento das carcaças, constatando que a pele dos anfíbios se decompõe mais rápido (21 dias) do que a do rato (77 dias para decomposição total). A seguir, testou a suscetibilidade dos ossos frente ao transporte por correntes aquosas, fazendo experiências em um canal de 104cm de comprimento e 15cm<sup>2</sup> de seção, com areia média no fundo. Constatou que a velocidade limiar é muito baixa para as vértebras (5.9cm/sec.) e relativamente mais alta para ulnas e mandíbulas (21.8 e 34.8cm/sec., respectivamente), só para citar alguns valores. Isso indica claramente que, na natureza, qualquer córrego que passe um pouco do estado que se chamaria de “água parada”, seria capaz de dispersar ossos de pequenos vertebrados e empobrecer as tafocenoses resultantes, favorecendo a preservação dos elementos maiores porque os ossos menores são muito facilmente dispersados e com isso perdidos para o registro fóssilífero. Dodson diz que os ossos pequenos encontrados em um tafocenose são muito mais indicativos dos “caprichos” do sistema de correntes do paleoambiente do que representativos da paleoecologia da área.

Boaz e Behrensmeyer (1976) e Hanson (1980) investigaram a questão do comportamento hidráulico de elementos esqueléticos de vertebrados com maior detalhe, utilizando, para isso, um canal de 12 metros de extensão, no Laboratório de Engenharia Hidráulica da Universidade da Califórnia (Estados Unidos). Tais estudos confirmaram as observações empíricas de autores como Voorhies e Lawton, e forneceram uma série de dados sobre o comportamento hidráulico (velocidade limiar, tipo de transporte) de elementos ósseos, incluindo ossos humanos.

A questão da mistura temporal (*time-averaging*) em tafocenoses de vertebrados também mereceu a atenção da tafonomia experimental. Behrensmeyer (1982, 1990), Hanson (1980) e Aslan e Behrensmeyer (1996) mostraram os resultados do monitoramento do Rio East Fork (Wyoming, Estados Unidos), por mais de uma década (1974-1987). Os autores colocaram 311 ossos relativamente grandes, de vacas e cavalos, em quatro localidades da área drenada pelo Rio East Fork, e observaram seu deslocamento ao longo dos anos. Concomitantemente, 372 ossos naturalmente introduzidos no sistema (representando animais sel-

vagens e domésticos que morreram na área) foram também monitorados. O estudo permitiu uma boa visão dos processos de preservação a curta duração. Os autores constataram que existe um forte tendenciamento em favor do transporte de ossos pequenos, corroborando estudos como os já citados de Voorhies (1999) e Dodson (1973), e estimaram um valor de mistura temporal da ordem de 10<sup>1</sup> a 10<sup>4</sup> anos. Em outras palavras, concluíram que os arenitos de canal desse sistema fluvial contêm assembléias de ossos que representam, no máximo, dez mil anos. Contudo, como os próprios autores chamam atenção, esse tipo de estudo, fortemente atualista, tem seus problemas quando confrontado com o registro geológico. Embora um sistema fluvial atual possa, de fato, apresentar valores da ordem de dez mil anos para a mistura temporal, de seu conteúdo de vertebrados, para o registro geológico, em função dos vários ciclos de retrabalhamento, esses valores devem ser maiores. O valor máximo de mistura temporal de assembléias de ossos preservados em um sistema fluvial, segundo Aslan e Behrensmeyer (1993), vai depender do tempo de existência do sistema fluvial. Portanto, no registro geológico o valor de mistura temporal para ossos preservados em fácies de canais fluviais deve ser maior, da ordem de 10<sup>5</sup> a 10<sup>6</sup> anos.

Essa discrepância entre a observação e o registro geológico-paleontológico na “vida real” é um exemplo claro para aquilo que foi discutido no início do capítulo: a tafonomia experimental, por ser atualista e não conseguir reproduzir experimentos que envolvem o tempo geológico, apresentando sempre importantes limitações. Contudo, ciente dessa limitação, o tafonomo pode com sucesso, utilizar-se de experimentos, como visto, para melhor entender alguns processos ligados à fossilização.

## Tendências para o futuro: tafonomia, *quo vadis*?

De uma maneira geral, pode-se dizer que a tafonomia nasceu da necessidade do paleontólogo de entender como os organismos e seus restos chegaram à rocha e quais foram os fatores e processos que atuaram na formação das concentrações fossilíferas. Rapidamente, notou-se que a passagem dos restos orgânicos da biosfera para a litosfera não podia ser descrita por “leis”, nem visualizada como ocorrendo dentro de certos padrões constantes e repetitivos. A partir daí, a tafonomia ganhou terreno no âmbito da geologia e paleobiologia, já que abrange os processos sedimentológicos (regime hidráulico), responsáveis pela origem das concentrações fossilíferas; auxilia na determinação de camadas-guias, no estabelecimento de tafofácies, sendo também importante ferramenta na análise de bacias; na resolução temporal dos estratos fossilíferos e no estabelecimento de seqüências estratigráficas. A tafonomia pode contribuir decisivamente em diferentes campos, possibilitando, por exemplo, a identificação de eventos sedimentares e *causa mortis* de organismos fósseis, permitindo reconstituições paleoecológicas acuradas ou auxiliando na determinação do padrão de comportamento social em paleocomunidades (Smith e colaboradores, 1988; Woods e colaboradores, 1988; Coombs Jr., 1989). Sua aplicabilidade na paleontologia é, portanto, quase ilimitada.

Sabemos hoje que na formação de uma ocorrência fossilífera atua uma ampla gama de processos biológicos e geológicos, coadjuvados por processos geográficos-climáticos, que em seu total formam uma equação de muitas variáveis. Desta forma, por exemplo, não existem, com algumas exceções, modelos tafonômicos semelhantes aos existentes para a gênese de fácies. Cada caso é um caso. Este ditado é válido para a análise tafonômica. Para cada área de trabalho, para cada andar ou período geológico considerado, para cada faixa de paleolatidade, os fatores am-

bientais mudam, os processos biológicos e geológicos não se repetem e o padrão e o tempo de acumulação e soterramento podem ser diferentes. O tafônomo deve ter um bom conhecimento paleobiológico, conhecer a taxonomia e os dados sobre peso, altura, estrutura populacional do grupo fóssil em estudo, mas deve também ser profundo conhecedor dos preceitos da análise faciológica e da estratigrafia. Essa dualidade é que faz da tafonomia uma ciência tão fascinante.

A tafonomia transcendeu o campo do estudo de mortandade e acúmulo como evento isolado e atemporal, e está se inserindo em um contexto mais amplo.

Uma das preocupações básicas, atualmente, diz respeito à resolução temporal das tafocenoses, com tentativas de identificar e quantificar a chamada mistura temporal (*time-averaging*), e dar dimensão temporal aos níveis fossilíferos e às rochas encaixantes (Kidwell e Behrensmeyer, 1993a, b, c). Outra tendência atual na tafonomia é a de integrar os dados, em especial sobre a gênese de *fossil-lagerstätten*, aos arcaibouços estratigráficos, em especial à estratigrafia de seqüências. A integração à estratigrafia dinâmica, ciência que, como já visto, estuda os ciclos e eventos de sedimentação e os mecanismos de controle sobre sua frequência e magnitude, é outro caminho que a tafonomia está trilhando (Brett e Seilacher, 1991).

Embora a tafonomia tenha apresentado um desenvolvimento explosivo, nos últimos 25 anos, diversos problemas necessitam ainda de estudos mais acurados (tipo de concentrações fossilíferas *versus* parasseqüências; o processo de retroalimentação tafonômica, o grau de mistura temporal em concentrações fossilíferas de água doce, dentre outros). Além disto, a maior parte do conhecimento tafonômico gerado, até o momento, diz respeito, preferencialmente, a determinados grupos taxonômicos (bivalves, gastrópodes, braquiópodes, trilobitas, vertebrados) e ambiente sedimentares específicos (marinho). Por exemplo, os modelos de fácies tafonômicas disponíveis estão, em grande parte, restritos às seqüências sedimentares de mares epicontinentais do paleozóico, especialmente àqueles cujo registro preservado permite o reconhecimento de um gradiente de águas rasas/profundas, onde as assinaturas tafonômicas das concentrações fossilíferas parecem variar previsivelmente, de acordo com as mudanças batimétricas.

A observação de que existe íntima correlação entre as assinaturas tafonômicas das concentrações fossilíferas e a sua posição estratigráfica dentro das seqüências estratigráficas e parasseqüências permitirá, no futuro, um

melhor entendimento dos problemas referentes a perda ou ausência de informação paleontológica em determinados intervalos estratigráficos.

Por outro lado, o entendimento da gênese das concentrações fossilíferas deve levar em conta, também, pesquisas em uma escala de trabalho mais reduzida, pois muitos processos tafonômicos refletem a atuação de micróbios, os quais influenciam a decomposição/desintegração e mineralização dos restos esqueléticos, inclusive das partes moles e a sua diagênese (Briggs, 1995). Alguns problemas, permanecem, contudo, sem resposta, como por exemplo: a) Por que a preservação de partes moles ocorre em alguns organismos e não em outros? b) Por que alguns órgãos e tecidos são prontamente preservados? c) Quais são os fatores responsáveis pela preservação de diferentes categorias de biomoléculas?

Contemplando-se a história da tafonomia neste século, é curioso notar que as linhas de pesquisas parecem seguir um padrão cíclico (Cadée, 1991). Assim sendo, muitos dos temas (*incompleteness of the fossil record = information loss*) investigados pelos primeiros pesquisadores (Efremov, 1940) estão sendo novamente explorados, agora, em parte, do ponto de vista da mistura temporal das concentrações esqueléticas marinhas do recente. Da mesma forma, as observações atualistas, valorizadas pelos grandes tafônomos dos anos 20, como Johannes Weigelt e Rudolf Richter, encontram-se redescobertas pela “nova geração” do final dos anos 90, através de observações em sistemas fluviais atuais, como as realizadas por Anna Behrensmeyer, ou em sistemas costeiros e marinhos, como o faz a equipe de Karl Flessa.

O uso do computador e de modelos matemáticos é outra tendência atual, como mostra o estudo do registro e da abundância de fósseis feito por Stephen Holland em 1995, comparando esse registro simulado com o registro paleontológico observado (real), isto é: a integração de idéias antigas com instrumental muito moderno.

Em síntese, a tafonomia está rumando à integração cada vez maior com ciências como estratigrafia e paleobiologia (evolução), em parte retomando e desenvolvendo idéias antigas, em parte buscando novos enfoques para o problema que é tão antigo quanto o próprio estudo paleontológico, isto é: decifrar a vida presente na história geológica do nosso planeta.

# Glossário

**Abalos sísmicos** – fenômenos físicos relacionados aos movimentos de placas tectônicas, terremoto quando em terra, maremoto quando na área oceânica. Os abalos sísmicos têm duas consequências para o registro sedimentar: primeiro, podem ocasionar a formação de depósitos sedimentares peculiares (vide sismo): segundo, eles são a causa das gigantescas ondas dos maremotos (vide tsunamis) que varrem grande parte das zonas costeiras por elas afetadas.

**Abrasão** – processo físico de desagregação por choque e atrito de lito e bioclastos durante transporte e retrabalhamento.

**Ação deslocadora** – vide cristalização deslocadora.

**Acritarcha** – grupo de nanofósseis planctônicos marinhos, de classificação incerta, tamanho entre 10 e 150 micra, surgiu no pré-cambriano, desde o holoceno há também formas de água doce.

**Actuopaleontologia** – ramo desenvolvido pela escola alemã de paleontologia, iniciada por Rudolf Richter em 1928, sendo o estudo da vida e morte de organismos atuais em seus habitats, incluindo os processos post-mortem e o estudo de fácies. O objetivo da escola actuopaleontológica era a extrapolação das observações para os registros fósseis (vide também atualismo).

**Âmbar** – resina fossilizada, oriunda de árvores como sequóias e araucárias. Sua densidade baixa (1,05 a 1,10) facilita transporte e dispersão. É típica armadilha de conservação para insetos.

**Anoxia** – regime de falta de oxigênio livre, típico em águas estagnadas, levando à formação de folhelhos negros e preservação de fósseis em depósitos de conservação.

**Aragonita** – mineral constituído por carbonato de magnésio.

**Arcabouço cronoestratigráfico** – pelo código de nomenclatura estratigráfica, designa a organização temporal das unidades tempo-rocha de uma bacia (séries etc.). Na estratigrafia de seqüências, designa a arquitetura estratigráfica de tratos de sistemas e seqüências deposicionais de uma bacia, onde as superfícies transgressivas e de máximo afogamento (*maximum flooding surface*) têm conotação de linha de tempo.

**Área-fonte** – a área de onde vem o sedimento de uma bacia; são áreas elevadas e sujeitas a intemperismo e erosão.



**Arenito** – rocha sedimentar composta por clastos com diâmetro entre 0,625 e 2,0 milímetros.

**Arenitos bioclásticos** – arenito no qual a composição dos clastos não é de minerais oriundos de rochas mas de restos esqueléticos (fragmentos de conchas etc.).

**Armadilhas de conservação** – situação em que os restos orgânicos ou mesmo organismos vivos são sujeitos a rápido soterramento ou anoxia, preservando detalhes da estrutura populacional e dos indivíduos. Os depósitos de conservação são divididos em depósitos de estagnação (anoxia em áreas profundas de lagos ou mares), armadilhas de conservação (turfeiras) e depósitos de sufocamento ou obrution deposits (sufocamento da fauna por altíssima taxa de sedimentação, ocorre comumente com fauna bentônica durante tempestades, quando muito sedimento é mobilizado e pode soterrar uma comunidade em poucos minutos).

**Arqueologia** – ramo científico que investiga o período histórico da vida na terra, inclusive fazendo-se valer de conceitos e metodologias tafonômicas (por exemplo, para determinar componentes alóctones de um sítio arqueológico).

**Assembléia fossilífera** – conjunto de organismos e suas marcas (rastros, pegadas) e restos reprodutivos (ovos, pólen, esporos) preservados em uma rocha sedimentar. Pode conter material alóctone e autóctone, e mistura temporal de elementos orgânicos (*time-averaging*).

**Assembléia monoespecífica** – aquela composta por apenas uma espécie.

**Assinatura tafonômica** – conjunto de características tafonômicas de uma assembléia fossilífera.

**Atitude** – posição espacial de uma camada geológica. Tem dois componentes: direção (= linha de intersecção da camada com um plano horizontal) e mergulho (= ângulo formado entre a camada e o plano horizontal, medido perpendicularmente à direção da camada). Mede-se também a atitude de fósseis corporais (*body fossils*) alongados, como ossos longos (fêmures, úmeros), cuja atitude em relação ao acamamento pode indicar pormenores do processo de transporte e soterramento.

**Atualismo** – paradigma para a interpretação geológica popularizado por Charles Lyell (1830), que organizou e desenvolveu trabalhos anteriores de James Hutton (1788) e Eugen von Hoff (1822). O fundamento do atualismo está na assunção que as forças e os fenômenos do passado geológico são similares aos hoje observáveis, de modo que o entendimento dos processos atuais e seus produtos e registros servem para interpretar os registros geológicos do passado. Sabe-se que o atualismo tem sérias restrições como paradigma geológico, uma vez que os processos que levam a um efetivo registro não são os que se analisa na escala de observação humana (vide sedimentação episódica).

**Barras fluviais** – depósitos sedimentares formados nas margens ou dentro dos canais dos rios. São, ao lado dos sedimentos finos da planície de inundação, excelentes locais para soterramento de restos orgânicos. Por exemplo,

muitos dos famosos fósseis de dinossauros do Alberta Dinosaur Park no Canadá foram preservados em barras fluviais.

**Batimetria** – medição de profundidade e mapeamento topográfico de assoalhos subaquosos.

**Bias** – ver tendenciamento tafonômico.

**Bioclastos** – toda partícula esquelética, de qualquer composição química, submetida aos processos do ciclo exógeno. Normalmente, o termo é empregado para partículas maiores que 2mm (fração areia).

**Bioerosão** – envolve diversos processos corrosivos, por agentes biológicos, através da perfuração, dissolução e predação das partes duras esqueléticas. Ocorre tipicamente no ambiente marinho, mas não é exclusivo deste. Restos orgânicos expostos por prolongados períodos na interface água/sedimentos estão suscetíveis ao processo. Assim, a intensidade de bioerosão de um fóssil marinho pode ser indicativo para o tempo que este ficou exposto no fundo marinho antes do recobrimento definitivo.

**Bioestratinomia** – parte da tafonomia que estuda os processos desde a morte até o soterramento definitivo do organismo. Inclui, portanto, necrólise e os processos de desarticulação e transporte, mas exclui a diagênese.

**Biofábrica** – refere-se ao arranjo tridimensional dos bioclastos na matriz, como resultado da orientação das partículas e seu grau de empacotamento.

**Bioturbação** – estrutura sedimentar relacionada à atividade biogênica, reconhecendo-se feições relacionadas a deslocamento, repouso, pastagem, moradia, alimentação, fuga, construção e predação de organismos da fauna bentônica. As associações de bioturbações (ou icnofácies) ajudam a determinar paleobatimetria e paleoambientes marinhos.

**Bivalves** – termo comumente empregado para os invertebrados do filo molusca, que possuem o corpo encerrado em duas valvas (conchas) de carbonato de cálcio.

**Body fossil** – vide fóssil.

**Bone beds** – leitos de fragmentos de ossos formados por processos de retrabalhamento no fundo de canais de rios (retrabalhamento por fluxo unidirecional) ou em zonas marinhas rasas (retrabalhamento por fluxo oscilatório).

**Botryococcus** – alga clorofilada planctônica que ocorre predominantemente em água doce, mas segundo alguns autores vive também em águas mixohalinas e salinas calmas, surgiu no cambriano.

**Branchiostoma** – sinônimo de Amphioxus, um cefalocordado cuja morfologia lembra um peixe.

**Burgess Shale** – folhelho de Burgess, designação informal de uma parte da Formação Stephen, do cambriano do Canadá, famosa pela rica preservação de uma biota extinta.

**Calcedônea** – forma criptocristalina da sílica ( $\text{SiO}_2$ ), isto é, uma forma de sílica com os cristais extremamente diminutos (cripto = escondido).

**Calcita** – mineral formado por carbonato de cálcio ( $\text{CaCO}_3$ ) no sistema trigonal, tem normalmente coloração branca ou acinzentada.

**Camada (*bed*)** – conforme o código de nomenclatura estratigráfica, é a menor unidade litoestratigráfica formal. Geneticamente é um conjunto de lâminas depositadas sob condições aproximadamente constantes, delimitado por superfícies de erosão ou não-deposição.

**Carbonificação** – tipo de fossilização que concentra carbono orgânico em detrimento dos elementos voláteis (N, H, O) da composição química do organismo, ocorre comumente com plantas.

**Carcaças d'água** – organismos mortos que sofreram processo de flutuação antes de serem soterrados. Quando fossilizadas, caracterizam-se pelo aspecto caótico de preservação, com membros e cauda retorcidos e entrelaçados, refletindo a posição de encalhe e o posterior rearranjo da carcaça por correntes de fundo.

**Carena** – estrutura das conchas dos bivalves, externamente proeminente, representada por uma elevação com forte angulação, na região dorsal.

**Carpais** – ossos de articulação da mão, de fácil transporte (grupo I de Voorhies)

**Cefalópodes** – classe de moluscos exclusivamente marinhos, extremamente abundantes no paleozóico e no mesozóico. Possuem uma coroa de tentáculos que circunda a região cefálica e uma concha calcária dividida em várias câmaras. No ambiente marinho do recente, o polvo, a lula, a sépia e o argonauta são os cefalópodes mais comuns.

**Celulose** – polímero natural, presente nos vegetais, formado a partir da polimerização da celobiose, substância branca, fibrosa, utilizada para fabricação de papel.

**Ciclo exógeno** – ciclo de erosão, transporte e deposição de sedimentos sob ação dos fatores geológicos exógenos: água, vento e gelo.

**Ciclo transgressivo** – ciclo sedimentar que se processa sob domínio crescente do mar, ou seja, aumento da lâmina d'água e decrescente taxa de sedimentação.

**Classe tafonômica** – agrupamento de fósseis pelo seu modo tafonômico de ocorrência ou assinatura tafonômica (e.g., grau de desarticulação), é praticamente o mesmo que tafofácies.

**Composição monotípica** – termo empregado em análises tafonômicas, referindo-se a tipo(s) de resto(s) esquelético(s) (bivalve, univalve, arborescente, multielemento etc.) presente(s) numa dada acumulação ou concentração fossilífera. Uma acumulação formada exclusivamente por conchas de moluscos bivalves e braquiópodes, é monotípica, ou seja: formada apenas por esqueletos do tipo bivalve (formado por duas conchas).

**Composição politípica** – termo empregado em análises tafonômicas, referindo-se ao tipo(s) de restos esqueléticos presentes numa dada acumulação ou concentração fossilífera. Uma acumulação formada por mistura de conchas de gastrópodes (esqueleto univalve), trilobitas (esqueleto multielemento) e briozoários (esqueleto arborescente), é politípica, ou seja: formada por tipos distintos de restos esqueléticos.

**Concreções** – estruturas nodulares formadas em rochas sedimentares por processos diagenéticos em função da existência de microambientes quimicamente diferentes da rocha circunvizinha. Às vezes esse microambiente é causado por um resto orgânico, de modo que concreções podem conter fósseis em seu núcleo.

**Condensação faunística** – mistura de restos esqueléticos, autóctones ou alóctones, de populações ou comunidades não-contemporâneas. Pode resultar de processos biológicos, sedimentares ou diagenéticos. Normalmente, está associada a baixas taxas de sedimentação ou períodos de não deposição de sedimentos. Em casos extremos, fósseis que pertencem a diferentes biozonas podem estar reunidos em uma mesma concentração.

**Contra-molde** – reprodução por substituição da forma do objeto primitivo à custa do molde interno e externo.

**Coquina** – sedimento carbonático, formado por acúmulo denso de conchas e outros restos esqueléticos, exibindo diferentes tamanhos e estados de preservação, desde elementos completos até fragmentados. No geral, as partículas são cimentadas por carbonato de cálcio. A coquina litificada é chamada de coquitino, sendo materializada por um corpo tridimensional de geometria lenticular e base erosiva. Representam concentrações esqueléticas com história deposicional complexa e acentuada mistura temporal.

**Corrente de turbidez** – corrente de densidade, fluxo denso de sedimento carregado de água que se move sob influência da gravidade, resultando em um depósito sedimentar idealmente granodecrescente chamado de turbidito.

**Corrosão** – termo empregado para os processos de destruição dos restos esqueléticos através da dissolução e bioerosão.

**Crevasse splay** – depósito de rompimento de dique marginal de canal fluvial, ocorre caracteristicamente em sistemas fluviais meandantes e anastomosados, formando um depósito pouco espesso e de extensão local, mas com grande taxa de sedimentação.

**Cristalização deslocadora** – é um fenômeno da co-diagênese, ocorrendo em zonas rasas de soterramento: quando a concentração iônica de uma solução permite rápida e intensa cristalização, o arcabouço do sedimento pode ser mexido e deslocado pela força da cristalização, levando a obliteração das estruturas sedimentares. O fenômeno da cristalização deslocadora foi também observado em fósseis: a força de cristalização rompe a estrutura interna dos ossos durante a fase inicial da fossilização.

**Depósitos de obrução ou sufocamento** – depósito de conservação causado por sedimentação extremamente rápida (minutos a horas), afeta principalmente a fauna endo e epibentônica, que morre sufocada.

**Depósitos de sufocamento** – vide depósito de obrução.

**Depósitos sedimentares** – sedimentos depositados pelos agentes geológicos água, vento e gelo nos diferentes ambientes de sedimentação.

**Desarticulação** – separação dos elementos de um esqueleto, causado por necrólise, intemperismo, transporte, atropelamento (*trampling*) ou necrofagia. A sequência de desarticulação é determinada pela anatomia básica do organismo e por fatores externos (clima, presença de necrófagos).

**Diagênese** – conjunto de processos físicos (compactação) e químicos (dissolução, cimentação, neoformação de minerais) que atuam sobre o sedimento desde a sua deposição até a sua litificação e reexposição à superfície. As transformações iniciais, em pouca profundidade, são da eodiagênese, quando restos orgânicos costumam sofrer pré-fossilização. A mesodiagênese ocorre em profundidade na crosta terrestre, e a telodiagênese designa os processos de alteração durante o soergimento da rocha sedimentar.

**Discordância** – superfície que separa estratos mais antigos de mais novos; ao longo da qual há evidências de não-deposição, de truncamento erosionais ou exposição, implicando um hiato significativo. As discordâncias delimitam as sequências deposicionais.

**Dispersão areal** – ato ou efeito de dispersar-se. Em tafonomia, refere-se ao espalhamento dos restos esqueleticos em diversas direções, numa dada área.

**Dissolução** – em tafonomia está associada ao efeito de dissolver os elementos orgânicos, principalmente por mudanças químicas (pH ou  $pCO_2$ ) nas águas de superfície ou intersticiais. A sílica, por exemplo, é solúvel sob condições de alcalinidade ( $pH > 7$ ) e o carbonato de cálcio se dissolve sob condições de acidez ( $pH < 7$ ).

**Distribuição bimodal** – estatística; distribuição de algum atributo (por exemplo, tamanho, idade) com duas modas.

**Efeito Signor-Lipps** – tendenciamento ou efeito de coleta. Nos horizontes ou estratos em eventos bióticos (extinção) estão preservados, somente as espécies mais comuns persistem acima do limite do intervalo que materializa o evento, mesmo que esse evento seja instantâneo e a sucessão estratigráfica completa. Nesse processo as espécies menos comuns tenderão a desaparecer do registro, em algum ponto abaixo do limite do intervalo, não reaparecendo acima deste, simplesmente por serem insuficientemente comuns no ambiente e, portanto, improváveis de serem encontradas. O nome deriva dos autores que descreveram esse processo, em 1982.

**Empacotamento** – grau, está associado à percentagem de bioclastos e matriz sedimentar numa dada concentração fossilífera. Concentrações densamen-

te empacotadas, por exemplo, são sustentadas por bioclastos, ou seja, esses elementos dão suporte físico para a acumulação.

**Enchentes** – fenômeno natural relacionado ao transbordamento da água de um canal por intensa precipitação, em geral cíclica (monsões, El Niño).

**Epifauna** – organismos bentônicos que vivem sobre o fundo ou sobre objetos neles jacentes em assoalhos marinhos.

**Equivalência hidráulica** – artifício para determinar a transportabilidade de elementos esqueléticos, comparando seu comportamento hidráulico em relação ao comportamento hidráulico de partículas sedimentares. Assim, uma placa dermal de *Crocodylus*, de 3 cm de diâmetro, tem equivalência hidráulica com um clasto de quartzo de 3.1 mm (tamanho grânulo). A diferença de tamanho entre elementos de equivalência hidráulica deve-se à densidade menor do tecido ósseo em relação ao quartzo.

**Escleritos** – partes do esqueleto dos artrópodes, representado por tecidos endurecidos, de fácil transporte e dispersão.

**Esporos** – célula reprodutora capaz de germinar e dar origem a um novo organismo. Pode referir-se a divisão múltipla dos protozoários ou as estruturas reprodutivas de vegetais (e.g., pteridófitas, musgos), fungos e algumas bactérias.

**Estratificação cruzada festonada** – estrutura sedimentar formada pela migração e sobreposição de formas de leito de crista ondulada, portanto, é indicativa de fluxo unidirecional.

**Estratificação cruzada tabular (=planar)** – estrutura sedimentar formada pela migração e sobreposição de formas de leito de crista reta, portanto, é indicativa de fluxo unidirecional.

**Estratificação wavy** – estrutura sedimentar em que areia e silte/argila se alternam em lâminas onduladas, é indicativa de uma sedimentação sob regime combinado de correntes e ondas.

**Estratigrafia de sequências** – estudo das relações de rochas sedimentares dentro de um arcabouço cronoestratigráfico de estratos relacionados geneticamente. É uma maneira genética e dinâmica de estudar o preenchimento de uma bacia, ao analisar-se as variações do nível de base (nível do mar) e a consequente variação no espaço disponível para o sedimento acumular.

**Estrutura sedimentar sindeposicional** – toda estrutura formada durante a deposição do sedimento.

**Eustasia** – variação absoluta do nível global dos oceanos, causada por variação do volume das bacias oceânicas (tectono-eustasia) e/ou do volume de gelo nas calotas polares (glacio-eustasia).

**Evento de soterramento** – evento de aporte de sedimento para um local com organismos vivos ou mortos, pode ser um soterramento provisório (sujeito a retrabalhamentos posteriores) ou um soterramento final (quando o depósito

sedimentar e os restos orgânicos nele contidos não serão mais retrabalhados, mas sofrerão a diagênese, transformando-se o sedimento em uma rocha sedimentar e os restos orgânicos mortos em fósseis).

**Eventos de fundo** – eventos ou fenômenos naturais com curto intervalo de recorrência e pequena magnitude. São chamados também de eventos do dia-a-dia, os quais raramente ficam preservados no registro geológico.

**Eventos episódicos** – eventos ou fenômenos naturais, resultantes do ritmo e pulso da Terra, com longos intervalos de recorrência ( $>10^1$  anos) e grande magnitude ( $>10^5$  joules). Ondas de tempestade, grandes terremotos, tsunamis, ondas criadas por impactos de asteróides, são exemplos de eventos episódicos. Quanto mais energético for o processo, maior sua possibilidade de preservação no registro geológico (vide também sedimentação episódica).

**Extinção** – ato ou efeito de extinguir-se). Diversos tipos de extinção são reconhecidas no registro paleontológico, tais como: “extinção normal ou de fundo” ou “extinção em massa”.

**Exumação** – o mesmo que desenterrar. Pode ocorrer através da atuação de agentes hidráulicos junto ao fundo (e.g. fluxo induzido por ondas erodindo o fundo marinho) ou ainda da atividade biológica no interior do substrato.

**Fácies sedimentares** – conjunto de características físicas de um depósito sedimentar ou rocha, decorrentes do processo sedimentar que atuou na sua formação.

**Fácies tafonômicas** – conjunto de características tafonômicas de uma assembléia fossilífera, decorrente dos processos sedimentares (por exemplo, ondas, correntes) e biogênicos (por exemplo, predação, necrofagia) que atuaram na sua formação.

**Fluxo de massas** – tipo de fluxo gravitacional de sedimento misturado com água.

**Fluxo oscilatório** – ondas, i.e., fluxo induzido pela ação do movimento orbital da água.

**Fluxos unidirecionais** – correntes, i.e., fluxos que se deslocam em um sentido, em geral gerando migração de formas de leito no sedimento inconsolidado.

**Folhelho de Burgess** – vide Burgess Shale.

**Foreshore** – a zona mais rasa da cunha sedimentar costeira, composta pelos sedimentos de praia e da zona de rebentação das ondas.

**Fóssil** – qualquer vestígio de vida do passado geológico, o que implica que um fóssil está dentro de uma rocha sedimentar e, portanto, apresenta certo grau de fóssil-diagênese. Restos mais recentes são artefatos arqueológicos, não-fósseis. Destingue-se, ainda, o conceito de fóssil corporal ou body fossil e de fóssil-traço ou icnofósseis (rastros, pegadas, marcas, vida também bioturbação).

**Fóssil-diagênese** – transformação físico-química do resto orgânico morto e soterrado, vide também fossilização.

**Fóssil-lagerstätten** – rocha contendo quantitativa e qualitativamente uma rica assembléia de fósseis, que permite a extração de uma extraordinária quantidade

de de informações paleontológicas (lagerstätte é um termo alemão designando qualquer tipo de jazida, ou seja, depósito de interesse econômico. No caso da fóssil-lagerstätte, o interesse econômico é substituído pelo interesse científico).

**Fóssil-lagerstätte por concentração** – assembléia fossilífera cujos elementos foram concentrados no tempo pela ação de algum agente geológico exógeno.

**Fóssil-lagerstätte por conservação** – assembléia fossilífera cujos elementos foram preservados por eventos de rápida sedimentação (vide depósitos de obstrução).

**Fossilização** – processos da transformação de um resto ou vestígio orgânico em um fóssil, dividido em dois grandes grupos, o dos processos da bioestratinomia (que atuam desde a morte até o soterramento final) e o dos processos de diagênese (ou fóssil-diagênese), que atuam desde o soterramento final até a coleta do fóssil. Em função de ciclos de deposição e retrabalhamento (soterramento parcial ou provisório), os restos orgânicos podem ser pré-fossilizados e novamente transportados, de modo que as etapas da bioestratinomia e da fóssil-diagênese têm uma certa sobreposição.

**Fragmentação** – processo bioestratinômico que resulta na quebra das partes duras esqueléticas, através, por exemplo, de agentes físicos (hidráulicos) e biológicos (predação).

**Grau de desarticulação** – vide desarticulação.

**Grau de empacotamento** – vide empacotamento.

**Grupos de transportabilidade** – separação dos elementos esqueléticos em grupos de similar transportabilidade (vide Grupo de Voorhies).

**Grupos de Voorhies** – grupos de transportabilidade de ossos, estabelecido experimentalmente pelo americano Michael Voorhies na década de 60. O Grupo I de Voorhies engloba todos os ossos rápida e facilmente removidos pelo transporte aquoso (falanges, carpais etc.), o grupo II engloba elementos ósseos gradualmente removidos (principalmente ossos longos) e o Grupo III representa os elementos residuais, de difícil transporte (crânio, mandíbula). Pelo predomínio de ossos de determinado grupo em uma assembléia fossilífera o tafônomo pode fazer deduções sobre o grau de transporte dessa assembléia.

**Hardground** – superfície que se forma quando há pouco ou nenhum sedimento disponível na área, como ocorre caracteristicamente nas áreas distais de bacias marinhas durante máximos transgressivos. O fundo da bacia não recebe sedimento, é colonizado e retrabalhado pelos organismos bentônicos e constitui-se em um horizonte preferencial para percolação de fluidos eodigenéticos que o endurecem. Vide também superfície de omissão.

**Hiatos** – falta de registro devido à erosão ou não-deposição.

**Hummocky cross stratification** – estratificação cruzada formada sob ação de ondas de tempestade, tem como característica os baixos ângulos de trun-

camento e a preservação da concavidade dos estratos. É uma estrutura formada pela decantação de sedimento sob ação de fluxo oscilatório.

**Incrustação** – processo de recobrimento das partes duras esqueléticas, tanto nas áreas externas como internas, por organismos epibiontes. Pode resultar de prolongada exposição na interface água sedimento, ocorrendo em vida ou após a morte de um dado organismo.

**Interligamento** – refere-se a consistência da superfície de uma coquina, resultante do encaixe de conchas desarticuladas no fundo do mar, resultando em um tapete de bioclastos relativamente resistente ao retrabalhamento.

**Interlock** – vide interligamento.

**Lag transgressivo** – vide resíduo transgressivo.

**Liptocenose** – termo equivalente a tanathocenose, designando uma assembléia de restos orgânicos mortos e suas marcas e produtos, como rastros, pegadas, ovos etc. O recobrimento do sedimento transforma a liptocenose em uma tafocenose.

**Maximum flooding surface** – vide superfície de inundação máxima.

**Metassomatismo** – designa o processo da fossilização que consiste tanto na substituição de parte de uma rocha por material externo como à adição de material de origem externa.

**Mistura temporal** – também conhecida por time-averaging ou processo de mistura de restos ou elementos esqueléticos, de acontecimentos ou fenômenos, não-contemporâneos, em um mesmo estrato ou concentração fossilífera. A mistura temporal é mais acentuada nas acumulações geradas em ambientes plataformais do que nas acumulações formadas sob condições de águas rasas. A mistural temporal é uma feição natural do registro fóssil e não pode ser eliminada por coleta cuidadosa.

**Molde** – reprodução em negativo da morfologia de organismos pelo material sedimentar que os envolve.

**Moldes externos** – reprodução em negativo da parte externa do organismo.

**Moldes internos** – reprodução em negativo da parte interna do organismo.

**Moldes internos compostos** – molde composto pela sobreposição dos moldes internos e externos.

**Morte não-seletiva** – tipo de morte que afeta todas as classes de idade de uma população, típica de eventos de magnitude regional, como tempestades, enchentes ou secas.

**Morte seletiva** – tipo de morte que afeta determinadas classes de idades e é determinada pelo tipo de curva de sobrevivência da espécie.

**Mumificação** – processo de preservação das partes moles dos organismos por dessecação.

**Necrólise** – processos de decomposição anaeróbica e aeróbica dos tecidos de um organismo. Dependendo do táxon e do ambiente onde o cadáver se encontra, a necrólise leva horas a meses.

**Necrólise aeróbica** – decaimento de tecidos moles (pele, músculos, intestinos) na presença de bactérias aeróbicas.

**Neocatastrofismo** – reinterpretação do catastrofismo de Georges Cuvier. O paleontólogo francês, analisando o registro sedimentar e fossilífero da Bacia de Paris, acreditava que sucessivas catástrofes causavam extinções da fauna existente, dando lugar a uma nova fauna, criada por ação divina (criacionismo). Modernamente se reconhece o papel das extinções como fator evolutivo: os nichos desocupados pela extinção da biota anterior são tomados por novas formas e vida.

**Obrution deposit** – vide depósito de obstrução.

**Observação atualista** – observação de processos sedimentares (erosão, transporte, deposição) e biogênicos (necrólise, trampling, necrofagia) em ambientes atuais, para usar na interpretação de assembléias fósseis (vide também atualismo).

**Oriectocenose** – designa os componentes efetivamente fossilizados de uma tafocenose, já que, devido a dissoluções, nem tudo o que foi soterrado fica preservado como fóssil. Assim, pode-se dizer que a oriectocenose é a tafocenose empobrecida pelos processos da diagênese.

**Ossos longos** – ossos dos membros dos vertebrados superiores, como úmero, fêmur, tibia, fibula, rádio, ulna. De transportabilidade intermediária (Grupo II de Voorhies).

**Paleocorrente** – sentido de fluxo unidirecional que existiu no passado geológico e ficou registrado pela estrutura sedimentar. Mede-se a paleocorrente na parte frontal das formas de leito, quando preservadas, ou pela inclinação das estratificações cruzadas planares. Fósseis de corpo alongado, quando preservados com orientação preferencial, também permitem a obtenção de dados de paleocorrentes.

**Paleoherpetofauna** – fauna composta de répteis e anfíbios fósseis.

**Paleontologia atualista** – vide Actuopaleontologia.

**Paradigma** – modelo de pensamento, estabelecido com base em observações e deduções, para servir de base para estudos e interpretações posteriores. O atualismo (vide) e a sedimentação episódica (vide) são exemplos de paradigmas na paleontologia.

**Parasseqüência** – sucessão relativamente concordante de camadas, ou conjunto de camadas, geneticamente relacionadas; separadas por superfícies de inundação marinha. Em geral são granocrescentes e refletem condições de raseamento para o topo. Uma parasseqüência típica inicia com fácies marinhas de costa afora, passa por fácies de shoreface e culmina com fácies costeiras rasas (foreshore, laguna, mangues). O padrão de empilhamento das parasseqüências pode

ser progradacional, agradacional ou retrogradacional e serve de base para estabelecer os tratos de sistemas de uma seqüência deposicional.

**Pisoteio** – processo de atropelamento de carcaças por manadas em migração, como atualmente observado na África Central. É um processo de desarticulação que pode levar a interpretações errôneas, pois produz tanatocenoses altamente desarticuladas mas perfeitamente autóctones.

**Planície de inundação** – área adjacente e entre os canais fluviais, atingidos durante as cheias, quando depósitos finos se espalham (vide também *crevasse splay*).

**Plano de acamamento** – plano inferior e superior da camada.

**Plataforma marinha** – ambiente marinho adjacente ao continente de até 200 metros de profundidade.

**Posição de vida** – referente à posição do organismo enquanto vivo, comumente encontrada em fósseis da endofauna bentônica e em fósseis de vegetais superiores. É indicativo da autoctonia do fóssil e de rápido soterramento (alta taxa de sedimentação).

**Pré-fossilização** – dentro do horizonte de solo iniciam-se processos de percolação de fluidos e precipitação química de minerais como calcita ou quartzo, nos poros e interstícios do sedimento e dos organismos fósseis, iniciando-se, assim, o processo de fossilização. Contudo, o depósito sedimentar pode ser retrabalhado e os organismos reintegrados ao ciclo exógeno, vindo a depositar no sítio final de soterramento já com alguma alteração no seu resto esquelético, ou seja, o resto orgânico entra pré-fossilizado no principal estágio de fóssil-diagênese (vide também fossilização).

**Processos de fundo** – vide eventos de fundo.

**Processos episódicos** – vide eventos episódicos.

**Processos necrobióticos** – processo de necrólise ou decomposição dos tecidos de conexão por ação bacteriana.

**Pseudomorfo** – reprodução de um organismo: a dissolução do resto esquelético deixa uma cavidade no sedimento que é preenchida por um mineral diagenético.

**Recristalização** – processo de mudança de sistema cristalino dos minerais constituintes dos restos esqueléticos. Opala se transforma em calcedônia, aragonita recristaliza e vira calcita.

**Regime de fluxo** – designa a energia de fluxo em relação à sua capacidade de construir e mover formas de leito. O sedimentólogo distingue o regime de fluxo inferior (desenvolvimento de formas de leito pequenas e dunas subaquosas), um regime de fluxo transicional (onde as formas de leito geradas no regime de fluxo inferior são destruídas) e o regime de fluxo superior, caracterizado pelo desenvolvimento de um tipo especial de forma de leito chamado de antiduna, e de camadas plano-paralelas.

**Regime hidráulico** – vide regime de fluxo.

**Registro estratigraficamente desordenado** – refere-se ao grau e a escala de mistura temporal dos restos esqueléticos, nas concentrações fossilíferas ou nas sucessões estratigráficas. Um registro estratigraficamente desordenado é aquele no qual os eventos ou os fósseis estão cronologicamente desordenados, sendo que a idade dos fósseis ou dos eventos não está refletida na sua posição na coluna estratigráfica. Por exemplo, fósseis mais antigos estão preservados acima dos fósseis mais novos. Duas principais escalas de registros estratigraficamente desordenados podem ser reconhecidas: a) entre estratos ou camadas e b) no interior do estrato, camada ou concentração esquelética. O fenômeno é resultado da combinação entre as taxas de sedimentação, taxa de produção de partes duras esqueléticas (por exemplo, conchas), taxa e modo de decomposição das partes duras esqueléticas, e modo, taxa e escala de mistura temporal.

**Reorientação** – retirada de um organismo ou seus restos esqueléticos da sua posição original de vida, normalmente por correntes tracionais de fundo ou pela atividade biológica no interior do substrato.

**Resíduo transgressivo** – durante uma transgressão, o avanço do mar destrói a zona costeira, remobilizando o sedimento ali existente, jogando-o na direção do continente. Na área destruída pelo movimento transgressivo do mar ficam apenas os sedimentos mais pesados (grânulos, seixos) e fósseis de difícil transporte (fragmentos de ossos e conchas), concentrados em uma camada residual geralmente de poucos centímetros de espessura.

**Resolução temporal** – refere-se ao grau de mistura temporal registrado pelos restos bioclásticos em uma dada acumulação esquelética ou concentração fossilífera (= *time-averaging*).

**Retrabalhamento** – processo de remexer e colocar novamente em transporte um sedimento que já estava depositado.

**Retroalimentação tafonômica** – processo de transformação de um substrato mole, pobre em bioclastos, em um substrato duro, rico em restos esqueléticos, através da sucessão natural de comunidades bentônicas ou ainda do transporte e deposição de bioclastos ou da não-deposição de sedimentos, favorecendo o enriquecimento em restos esqueléticos, de uma dada área do fundo marinho.

**Sedimentação episódica** – paradigma da moderna estratigrafia: os eventos significativos de sedimentação, os que deixam efetivamente um registro na coluna geológica, são altamente raros e episódicos, têm curta duração mas grande magnitude se comparados com os processos do dia-a-dia. Assim, em um ambiente fluvial, é durante as grandes enchentes que as barras fluviais crescem e a planície de inundação recebe sedimentos. Assim, o evento gera em poucos dias um registro sedimentar mais importante do que durante o anos ou séculos que decorreram desde a última enchente.

**Seqüência deposicional** – pacote sedimentar gerado entre duas sucessivas quedas do nível de base, composto por tratos de sistemas deposicionais e de-

limitado por discordâncias. Não é uma unidade estratigráfica formal (sensu código de nomenclatura estratigráfica).

**Shoreface** – zona marinha rasa e próxima a costa, caracterizada por areias finas com estruturas *hummocky* e *wavy*.

**Shell bed** – vide coquina.

**Sismíto** – depósito sedimentar com evidências de ter sido afetado por abalo sísmico quando estava ainda inconsolidado, apresentando estruturas peculiares, como deformações por escape d'água.

**Sistema fluvial anastomosado** – caracterizado pela relativa estabilidade de seu sistema de canais, isto é, os canais são sinuosos mas apresentam pouca migração lateral, de forma a não desenvolver depósitos de acreção lateral (barras em pontal) e não canibalizar os depósitos da planície de inundação.

**Sistema fluvial entrelaçado** – caracterizado por um sistema múltiplo de canais, formando uma grande área de fluxo d'água em detrimento da planície de inundação, que geralmente é muito pouco ou nada desenvolvida. É um sistema fluvial essencialmente conglomerático-arenoso e de alta energia.

**Sistema fluvial meandrante** – caracterizado pela migração lateral de seus sistemas de canais, levando ao desenvolvimento de depósitos de acreção lateral. No processo de migração lateral, esse tipo de sistema fluvial canibaliza seus depósitos de planície de inundação, remobilizando sedimentos previamente depositados e exumando os restos orgânicos ali existentes.

**Sistemas marinhos** – engloba os ambientes e fácies gerados na plataforma marinha (sedimentos de shoreface e offshore), no talude (depósitos de escorregamento) e no assoalho oceânico (turbiditos, leques submarinos).

**Soerguimento tectônico** – levantamento de partes da crosta até o nível da superfície, geração de cadeias de montanhas.

**Soterramento final** – é o soterramento definitivo, quando o depósito sedimentar, por força da subsidência, fica abaixo do nível de base, sendo recoberto em definitivo e iniciando efetivamente os processos diagenéticos.

**Substituição** – processo de fossilização envolvendo a troca molécula a molécula do organismo por algum íon diferente, o exemplo clássico é a silicificação de madeiras.

**Superfícies de condensação** – vide superfície de omissão e superfícies de máxima inundação ou maximum flooding surface.

**Superfícies de inundação** – vide superfície transgressiva.

**Superfícies de máxima inundação** – no arcabouço conceitual da estratigrafia de seqüências, designa a superfície que marca o final da sedimentação em regime retrogradacional e o início da sedimentação em regime agradacional a progradacional, ou seja, separa o trato de sistemas transgressivos do trato

de sistemas de mar alto. Essa superfície fica dentro da seção condensada e é caracterizada pela baixíssima taxa de sedimentação.

**Superfície transgressiva** – superfície que separa estratos, onde existe evidência de um aumento abrupto da profundidade da água, é a primeira clara sinal de aumento do nível de base na sucessão sedimentar e marca a passagem do trato de mar baixo para o trato transgressivo.

**Tafocenose** – assembléia soterrada de organismos mortos e suas marcas e sinais (pegadas, rastros, ovos etc.) ou seja, uma tanatocenose ao ser recoberta em definitivo torna-se uma tafocenose.

**Tafofácies** – vide fácies tafonômica.

**Tafonomia** – (taphos = sepultamento, nomos = leis), termo cunhado pelo russo Efremov para designar os processos que regem a incorporação dos restos orgânicos aos sedimentos e sua transformação em fósseis (vide também fossilização).

**Tafonomia comparada** – estudo comparado dos diferentes modos de fossilização exibidos pelos restos orgânicos, envolvendo aspectos bioestratigráficos e diagenéticos. Estudos de tafonomia comparada são importantes para o entendimento das histórias post-mortem e de soterramento dos restos esqueléticos.

**Tafonomia experimental** – ramo da tafonomia que cuida de experimentos no laboratório ou no campo, sob condições controladas, procurando entender o processo de fossilização e suas implicações para o entendimento do registro fóssil. Experimentos de resistência mecânica de conchas de moluscos bivalves e braquiópodes são exemplos de estudos de tafonomia experimental, assim como a observação da transportabilidade de ossos em canais fluviais.

**Tanatocenose** – assembléia de organismos mortos e suas marcas e sinais (pegadas, rastros, ovos etc.), que ao ser recoberta torna-se uma tafocenose. Vide também liptocenose.

**Taphonomic feedback** – vide retroalimentação tafonômica.

**Tarsais** – ossos de articulação do pé, de fácil transporte (Grupo I de Voorhies).

**Taxas de sedimentação** – razão da quantidade de material depositado pelo tempo, em geral expresso em milímetros por século ou metros por milhão de anos.

**TAZ** – taphonomic active zone, a zona tafonômicamente ativa, ou seja, aquela onde os restos orgânicos são sujeito a influência de processos sedimentares e biogênicos capazes de introduzir tendenciamentos a tafocenose.

**Tectônica** – refere-se a arquitetura ou a estrutura da crosta terrestre e seus movimentos horizontais (o sea-floor spreading e o choque entre placas tectônicas) e verticais (a formação de cadeias de montanhas e bacias sedimentares).

**Tempestitos** – depósitos sedimentares formados na plataforma marinha durante tempestades de grande magnitude e baixa frequência. Um típico tempestito tem uma base marcada por um conglomerado com ou sem bioclastos,



seguido de arenitos com hummocky cross stratification e capeado por sedimentos com laminação wavy e maços.

**Tendenciamento tafonômico** – adaptação de taphonomic bias, designando a alteração de alguma característica da tafocenose em função dos processos tafonômicos que atuaram na sua formação. O tendenciamento pode ser introduzido por seleção hidráulica (por exemplo, gerando uma tafocenose com super-representação de elementos pequenos e facilmente transportáveis), por desgaste diferencial (por exemplo, tafocenose formada apenas por conchas de valvas mais resistentes ao desgaste pelas ondas e correntes), dissolução diferencial e outros fatores.

**Time-averaging** – vide resolução temporal.

**Trampling** – vide pisoteio.

**Trato de mar alto** – conjunto de parasseqüências caracterizado inicialmente por aggradação (trato de mar alto precoce) e posterior progradação (trato de mar alto tardio), ou seja, é uma situação de parada e posterior avanço da linha de costa em direção à bacia. No modelo básico da estratigrafia de seqüências, é o trato de sistemas que termina o arcabouço estratigráfico de uma seqüência deposicional, sendo erodido (e às vezes totalmente eliminado) pela erosão que marca o limite da seqüência seguinte.

**Trato de mar baixo** – conjunto de sistemas deposicionais caracterizado inicialmente por progradação (trato de mar baixo inicial) e posterior aggradação (trato de mar alto final) das parasseqüências, é a primeira sedimentação que segue à formação de um limite de seqüências, ou seja, é o trato de sistemas que inicia o arcabouço estratigráfico de uma seqüência deposicional no modelo básico da estratigrafia de seqüências.

**Trato transgressivo** – conjunto de parasseqüências caracterizado por retrogradação crescente, ou seja, é uma situação de transgressão marinha, com recuo da linha de costa em direção ao continente. No modelo básico da estratigrafia de seqüências, é o trato de sistemas de posição intermediária no arcabouço estratigráfico de uma seqüência deposicional.

**Tsunamis** – onda de grande porte provocada por maremotos. Erode parte do sedimento depositado na costa e no shoreface e deixa superfícies onduladas erosionais no registro sedimentar.

**Turbidito** – depósito sedimentar gerado por uma corrente de turbidez.

**Valvas em borboleta** – modo de preservação característico das conchas dos moluscos bivalves, onde ambas as conchas são preservadas articuladas abertas, fixas na região do ligamento, que pode estar ou não preservado. Ocorre tipicamente após a morte do animal, sem prolongada exposição na interface água/sedimento.

## Referências bibliográficas

- ABEL, O. (1912) *Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere*. Stuttgart: Schweitzerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- ABLER, W. L. (1984) A three-dimensional map of a paleontological quarry. *Contributions to Geology*, v.23, p.9-14.
- AIGNER, T. (1985) Storm depositional systems. *Lecture Notes in Earth Science*. Berlin: Springer. 174p.
- ALDRIDGE, R.J.; BRIGGS, D.E.G.; SMITH, M.P.; CLARKSON, E.N.K.; CLARK, N.L.D. (1993) The anatomy of conodonts. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*. v.340, p.405-421.
- ALLEN, J.R.L. (1984) Experiments on the settling, overturning and entrainment of bivalve shells and related models. *Sedimentology*, v. 31, p.227-250.
- \_\_\_\_\_. (1990) Transport-hydrodynamics-shells. In: BRIGGS, D.E.G e Crowther, P.R. (eds.). *Palaeobiology, a synthesis*. London: Blackwell. p.227-230.
- ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E. (eds) (1991) Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record. *Topics in Geobiology*, Plenum Press, New York, 560p.
- ANELLI, L.E. (1994) Pelecípodes da Formação Piauí (Pensilvaniano Médio), Bacia do Parnaíba, Brasil. Universidade de São Paulo, 148p. (Dissertação de Mestrado-Inédita).
- ANELLI, L.E.; SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1995) Life mode of some Brazilian Late Paleozoic Anomalodesmata. In: The Fifth Canadian Paleontology Conference and International Symposium of the Bivalvia, Drumheller, *Program and Abstracts...*, p.2.
- \_\_\_\_\_. (1998) Life mode of some Brazilian Upper Paleozoic Anomalodesmatans. In: JOHNSTON, P.A. & HAGGART, J.W. (eds.) *Bivalves – An Eon of evolution – paleobiological studies honoring Norman D. Newell*. University of Calgary Press, Canada, p. 69-74.
- ANELLI, L.E.; SIMÕES, M.G. & LUCIO, M.P. (1997) Brazilian bivalves from the Emsian *Australocoelia* community preserved *in situ*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v.69, p.280-281.
- ASLAN, A. & BEHRENSMEYER, A.K. (1996) Taphonomy and time resolution of bone assemblages in a contemporary fluvial system: the East Fork River Wyoming. *Palaaios*, v.11, p.411-421.
- BAMBACH R.K.; GILINSKY, N.L. (1988) *Artifacts in the apparent timing of macroevolutionary "events"*. Geological Society of America Annual meeting, Abstract with program v.20, A104.
- BANERJEE, I. & KIDWELL, S.M. (1991) Significance of molluscan shell beds in sequence stratigraphy: example from the Lower Cretaceous Manville Group of Canada. *Sedimentology*, v.38, p.913-934.



seguido de arenitos com hummocky cross stratification e capeado por sedimentos com laminação wavy e maçicos.

**Tendenciamento tafonômico** – adaptação de taphonomic bias, designando a alteração de alguma característica da tafocenose em função dos processos tafonômicos que atuaram na sua formação. O tendenciamento pode ser introduzido por seleção hidráulica (por exemplo, gerando uma tafocenose com super-representação de elementos pequenos e facilmente transportáveis), por desgaste diferencial (por exemplo, tafocenose formada apenas por conchas de valvas mais resistentes ao desgaste pelas ondas e correntes), dissolução diferencial e outros fatores.

**Time-averaging** – vide resolução temporal.

**Trampling** – vide pisoteio.

**Trato de mar alto** – conjunto de parassequências caracterizado inicialmente por agradação (trato de mar alto precoce) e posterior progradação (trato de mar alto tardio), ou seja, é uma situação de parada e posterior avanço da linha de costa em direção à bacia. No modelo básico da estratigrafia de seqüências, é o trato de sistemas que termina o arcabouço estratigráfico de uma seqüência deposicional, sendo erodido (e às vezes totalmente eliminado) pela erosão que marca o limite da seqüência seguinte.

**Trato de mar baixo** – conjunto de sistemas deposicionais caracterizado inicialmente por progradação (trato de mar baixo inicial) e posterior agradação (trato de mar alto final) das parassequências, é a primeira sedimentação que segue à formação de um limite de seqüências, ou seja, é o trato de sistemas que inicia o arcabouço estratigráfico de uma seqüência deposicional no modelo básico da estratigrafia de seqüências.

**Trato transgressivo** – conjunto de parassequências caracterizado por retrogradação crescente, ou seja, é uma situação de transgressão marinha, com recuo da linha de costa em direção ao continente. No modelo básico da estratigrafia de seqüências, é o trato de sistemas de posição intermediária no arcabouço estratigráfico de uma seqüência deposicional.

**Tsunamis** – onda de grande porte provocada por maremotos. Erode parte do sedimento depositado na costa e no shoreface e deixa superfícies onduladas erosionais no registro sedimentar.

**Turbidito** – depósito sedimentar gerado por uma corrente de turbidez.

**Valvas em borboleta** – modo de preservação característico das conchas dos moluscos bivalves, onde ambas as conchas são preservadas articuladas abertas, fixas na região do ligamento, que pode estar ou não preservado. Ocorre tipicamente após a morte do animal, sem prolongada exposição na interface água/sedimento.

## Referências bibliográficas

- ABEL, O. (1912) *Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere*. Stuttgart: Schweitzerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- ABLER, W. L. (1984) A three-dimensional map of a paleontological quarry. *Contributions to Geology*, v.23, p.9-14.
- AIGNER, T. (1985) Storm depositional systems. *Lecture Notes in Earth Science*. Berlin: Springer. 174p.
- ALDRIDGE, R.J.; BRIGGS, D.E.G.; SMITH, M.P.; CLARKSON, E.N.K.; CLARK, N.L.D. (1993) The anatomy of conodonts. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*. v.340, p.405-421.
- ALLEN, J.R.L. (1984) Experiments on the settling, overturning and entrainment of bivalve shells and related models. *Sedimentology*, v. 31, p.227-250.
- \_\_\_\_\_. (1990) Transport-hydrodynamics-shells. In: BRIGGS, D.E.G. e Crowther, P.R. (eds.). *Palaeobiology, a synthesis*. London: Blackwell. p.227-230.
- ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E. (eds) (1991) Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record. *Topics in Geobiology*, Plenum Press, New York, 560p.
- ANELLI, L.E. (1994) Pelecípodes da Formação Piauí (Pensilvaniano Médio), Bacia do Parnaíba, Brasil. Universidade de São Paulo, 148p. (Dissertação de Mestrado-Inédita).
- ANELLI, L.E.; SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1995) Life mode of some Brazilian Late Paleozoic Anomalodesmata. In: The Fifth Canadian Paleontology Conference and International Symposium of the Bivalvia, Drumheller, *Program and Abstracts...*, p.2.
- \_\_\_\_\_. (1998) Life mode of some Brazilian Upper Paleozoic Anomalodesmatans. In: JOHNSTON, P.A. & HAGGART, J.W. (eds.) *Bivalves – An Eon of evolution – paleobiological studies honoring Norman D. Newell*. University of Calgary Press, Canada, p. 69-74.
- ANELLI, L.E.; SIMÕES, M.G. & LUCIO, M.P. (1997) Brazilian bivalves from the Emsian *Australocoelia* community preserved *in situ*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v.69, p.280-281.
- ASLAN, A. & BEHRENSMEYER, A.K. (1996) Taphonomy and time resolution of bone assemblages in a contemporary fluvial system: the East Fork River Wyoming. *Palaos*, v.11, p.411-421.
- BAMBACH R.K.; GILINSKY, N.L. (1988) *Artifacts in the apparent timing of macroevolutionary "events"*. Geological Society of America Annual meeting, Abstract with program v.20, A104.
- BANERJEE, I. & KIDWELL, S.M. (1991) Significance of molluscan shell beds in sequence stratigraphy: example from the Lower Cretaceous Manville Group of Canada: *Sedimentology*, v.38, p.913-934.

- BEHRENSMAYER, A.K. (1975). The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages of lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, Cambridge, v.146, p.437-578.
- \_\_\_\_\_. (1976). Fossil assemblages in relation to sedimentary environments in the East Rudolf succession p.383-401 In: COPPENS, HOWELL, F.C.; ISAAC, G.L. LEAKEY, R. E. (eds.) *Earliest man and environments in the lake Rudolf Basin*. Chicago, University of Chicago Press, 615p.
- \_\_\_\_\_. (1978) Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, v.4, p.150-162.
- \_\_\_\_\_. (1982) Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Palaeobiology*, 4:150-162.
- \_\_\_\_\_. (1990) Terrestrial vertebrate accumulations. In: ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E.G *Taphonomy releasing the data locked in the fossil record*. New York: Plenum Press. p.291-335.
- BEHRENSMEYER, A. K. & HOOK, R. W. (1992) Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes. In: BEHRENSMEYER, A. K.; DAMUTH, J.D.; DIMICHELE, W.A.; POTTS, R., SUES, H.D. WING, S.L. (eds.). *Terrestrial ecosystems through time*. University of Chicago Press. p.15-136.
- BEHRENSMEYER, A. K. & CHAPMAN, R.E. (1993) Models and simulations of time-averaging in terrestrial vertebrate accumulations. In: KIDWELL, S.M.; BEHRENSMEYER, A. K. (eds.). *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*. *Short course in paleontology*, v.6, p.125-49.
- BEHRENSMEYER, A.K.; KIDWELL, S.M., & GASTALDO, R.A. (2000) Taphonomy and paleobiology. In: ERWIN, D.H. and Wing, S.L. (eds.). *Deep time-paleobiology's perspective. Supplement to Palaeobiology*. The Paleontological Society, Kansas. v.26, n.4, p.103-147.
- BEHRENSMEYER, A.K. & KIDWELL, S.M. (1985) Taphonomy's contributions to paleobiology, *Paleobiology*, v.11, p.105-119.
- BEHRENSMEYER, A. K.; DAMUTH, J.D.; DIMICHELE, W.A.; POTTS, R.; SUES, H.D. & WINGS, S.L. (1992) *Terrestrial ecosystems through time*. Chicago: University of Chicago Press, 568p.
- BEURLIN, K. (1971) As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). *Anais da Academia brasileira de Ciências*, v.43, p.411-415
- BOAZ, N.T. & BEHRENSMEYER, A.K. (1976) Hominid taphonomy: transport of human skeletal parts in an artificial fluvial environment. *Am. J. Phys. Anth.* v.45, n.1, p.53-60
- BLONDEL, T.J.A.; GORIN, GE.; JAN DU CHENE, R. (1993) Sequence stratigraphy in coastal environments: sedimentology and palynofacies of the Miocene in central Tunisia. *Special. Publ. of the Intern. Ass. of Sediment.*, v.18, p.161-179
- BOWN, T.M. & KRAUS, M.J. (1981) Vertebrate fossil-bearing paleosol units (willwood formation, lower eocene, northwest wyoming, usa): implications for taphonomy, biostratonomy and assemblage analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.34, p.31-56.
- BOY, J.A. (1977) Typen und Genese Jungpaläozoischer Tetrapoden-Lagerstätten. *Paleontographica Abt.A*, v.156, n.4-6, p.111-67.
- BRAIN, C. K. (1969) The contribution of Namib Desert Hottentots to an understanding of Australopithecine bone accumulations. *Sci. pap. Namib Res Sta.*, v.39, p.13-22
- BRETT, C.E. (1995) Sequence Stratigraphy, Biostratigraphy, and Taphonomy in shallow marine environments. *Palaios*, v.10, p.597-616.
- \_\_\_\_\_. (1998) Sequence stratigraphy, biostratigraphy, and taphonomy in shallow marine environments. *Palaios*, v.13, p.241-262.
- BRETT, C.E. & BAIRD, G.C. (1986) Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, v.1, p.207-227.
- \_\_\_\_\_. (1993) Taphonomic approaches to temporal resolution in Stratigraphy: examples from Paleozoic marine mudrocks. In: KIDWELL, S.M. & BEHRENSMEYER, A.K. (eds.) *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*. Paleontological Society, *Short Courses in Paleontology*, n.6.
- BRETT, C.E. & SEILACHER, A. (1991) Fossil Lagerstätten: a taphonomic consequence of event sedimentation. In: EINSELE, G.; RICKEN, W. & SEILACHER, A. (eds.) *Cycles and events in stratigraphy*. New York, Berlin, Heidelberg: Springer Verlag, p.283-297.
- BRIGGS, D.E. G (1995) Experimental Taphonomy. *Palaios*, v.10, p.539-550.
- BRIGGS, D.E.G & CROWTHER, P.R. (1990). *Palaeobiology – a synthesis*. Oxford: Blackwell. 583p.
- BRIGGS, D.E.G & KEAR, A.J. (1994) Decay of the lancelet *Branchiostoma lanceolatum* (Cephalocordata): implications for the interpretation of soft-tissue preservation in conodonts and other primitive chordates. *Lethaia*, v.26, p.275-287.
- BRIGGS, D.E.G; ERWIN, D.H.; COLLIER, F.J. (1994) *The fossils of the Burgess Shale*. Washington: Smithsonian Institution Press. 238p.
- BRINKMANN, R. (1966) *Abriss der Geologie*. Historische Geologie. Stuttgart: Ferdinand Enke Verlag. v.2, 400p.
- BROUWER, A. (1959) *General Palaeontology*. Chicago: The University of Chicago Press, 216p.
- BUZAS, M.A. & CULVER, S.J. (1998) Assembly, disassembly, and balance in marine paleocommunities. *Palaios*, v.13, p.263-275.
- CADÉE, G.C. (1991) History of Taphonomy. In: Donovan, S.K. (ed.) *The process of fossilization*. New York: University Press, 303p.
- CARROLL, M., KOWALEWSKI, M., SIMOES, M.G. & GOODFRIEND, G.A. (2000) Quantitative estimates of time-averaging in articulate brachiopod accumulations from a Holocene tropical shelf (Southern Brazil). *Geological Society of America Abstracts with Programs*, v. 32 (no prelo).
- CARVALHO, R.G & OLIVEIRA-BABISNKI, M.E.C.B. de (1985) *Paleontologia dos Invertebrados*. São Paulo: IBLIC.
- CHALLONER, W.G & MACDONALD (1980) *Plants invade the land*. Edinburgh: The Royal Scottish Museum. 16p.
- CHANEY, R.W. (1924) Quantitative studies of the bridge creek flora. *American journal of Science*, v.8, n.44, p.126-144.
- CHAVE, K.E. (1964) Skeletal durability and preservation. In: IMBRIE, J. & NEWELL, N.D. (eds.) *Approaches to Paleoecology*. New York: Wiley, p.377-387.

- CLARK, J., BEERBOWER, J.R. & KIETZKE, K.K. (1967) Oligocene sedimentation, stratigraphy, paleoecology and paleoclimatology in the Big Badlands of South Dakota. *Fieldiana, Geology Memoirs*, v.5, p.1-158.
- CLASSEN, T. (1930) Periodisches Fischsterben in Walvis-Bay, South West Africa. *Palaeobiologica* v.3, p.1-13.
- CLIFTON, H.E. & BOGGS, S. Jr. (1970) Concave-up pelecypod (*Psephidea*) shells in shallow marine sand, Elk River Beds, southwestern Oregon. *Journal of Sedimentary Petrology*, v.40, p.888-897.
- CONWAY MORRIS, S. (1990) Burgess Shale. In: BRIGGS, D.E.G. & CROWTHER, P.R. eds. 1990. *Paleobiology, a synthesis*. Blackwell scientific Publications, p.270-74.
- COOMBS JR., W.P. (1989) Modern analogs for dinosaur nesting and parental behaviour. In: Farlow, J.O. (ed.) *Paleobiology of the dinosaurs*. GSA Special Paper, v.238, p.21-53.
- COSTA Jr., M.I. da; HOLZ, M. & SCHULTZ, C.L. (1994) Mössbauer effect of the diagenesis on the southern Brazilian Triassic paleoherpetafauna. *Hyperfine Interactions*, v.83, p.433-436.
- CUVIER, G. (1836) *Recherches sur les ossements fossiles*, Atlas, Tome Deuxième, Atlas 2.
- CUTLER, A.H. & FLESSA, K.W. (1990) Dealing with stratigraphic disorder. *Palaaios*, v.5, p.227-235.
- DAVIES, A.M. (1925) *An introduction to Palaeontology*. London: Thomas Murby, 372p.
- DALEY, G.M. (1993) Passive deterioration of shelly material: a study of the Recent eastern Pacific articulate brachiopod *Terebratulina transversa* Sowerby. *Palaaios*, v.8, p.226-232.
- DELLA FAVERA, J. C. (1984) Eventos de sedimentação episódica nas bacias brasileiras. Uma contribuição para atestar o caráter pontuado do registro sedimentar. *Anais do 33º Congresso Brasileiro de Geologia*, Rio de Janeiro. p.489-501.
- DELLA FÁVERA, J.C. (1987) Tempestades como agentes de poluição ambiental e mortandade em massa no passado geológico: casos das formações Santana (Bacia do Araripe) e Irati (Bacia do Paraná). *Boletim de Geociências da Petrobrás*, n.1, v.2, p.239-240.
- D'ORBIGNY, M.A. (1849) *Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphiques*. Paris: Masson. v.1.
- DODSON, P. (1973). The significance of small bones in paleoecological interpretation. *Contributions to Geology*, v.12, p.15-19.
- DODD, R.J. & STANTON, R.J. (1990) *Paleoecology: concepts and applications* (2.ed.). New York: Wiley.
- DONOVAN, S.K. (1991) *The process of fossilization*. New York: Columbia University Press, 303p.
- DONOVAN, S.K. & PAUL, R.C. (1998) *The adequacy of the fossil record*. Chichester, England: Wiley.
- DOTT, R.H., Jr. (1983) Episodic Sedimentation – How normal is average? How rare is rare? Does it matter? *Journal of Sedimentary Petrology*, v.53, p.5-23.
- DRISCOLL, E.G. (1970) Selective bivalve destruction in marine environments, a field study. *Journal of Sedimentary Petrology*, v.40, p.898-905.
- DRISCOLL, E.G. & WELTIN, T.P. (1973) Sedimentary parameters as factors in abrasive shell reduction. *Palaeogeography, Palaeoecology, Paleoclimatology*, v.13, p.275-288.
- DUNHAM, R.J. (1962) Classification of carbonate rocks according to depositional texture. *American Association of Petroleum Geologists, Memoir*, v.1, p.108-121.
- EFREMOV, J.A. (1940) Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan Am. Geol.*, v.74, p.81-93.
- \_\_\_\_\_. (1958) Some considerations on biological cases of paleozoology. *Vertebrata Palasiatica*, v.2, p.83-98.
- EMIG, C.C. (1986) Conditions de fossilization du genre *Lingula* (Brachiopoda) et implications paléocéologiques. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.53, p.245-453.
- FAGERSTROM, J.A. (1964) Fossil communities in paleoecology: their recognition and significance. *Geol.Soc. Amer. Bull.*, v.75, p.1197-1216.
- FELDMANN, R.E.; CHAPMAN, R.E. & HANNIBAL, J.T. (1989) *The Paleontological Society Special Publication*, n.4.
- FLESSA, K.W. (1987) Paleocology and Taphonomy of Pleistocene to Recent intertidal depositis, Gulf of California. Paleontological Society, *Special Publications*, n.2.
- FLESSA, K.W. (1993) Time-averaging and temporal resolution in Recent marine shelly faunas. In: KIDWELL, S.M. & BEHRENSMEYER, A.K. (eds.) *Taphonomic Approaches to Time Resolution in Fossil Assemblages. Short Courses in Paleontology*, v.6, p.9-33.
- FLESSA, K.W. & KOWALEWSKI, M. (1994) Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments: estimates from the radiocarbon literature. *Lethaia*, v.27, p.153-165.
- FLESSA, K.W.; KOWALEWSKI, M. & WALKER, S.E. (1992) Post-collection Taphonomy: shell destruction and the Chevrolet. *Palaaios*, v.7, p.553-554.
- FÜRSICH, F.T. (1978) The influence of faunal condensation and mixing on the preservation of fossil benthic communities. *Lethaia*, v.11, p.243-250.
- \_\_\_\_\_. (1980) Preserved life positions of some Jurassic bivalves. *Paläont. Z.*, v.54, n.3/4, p.289-300.
- \_\_\_\_\_. (1990) Fossil concentrations and life and death assemblages. In: BRIGGS, D.E.C. & CROWTHER, P.R. (eds.) *Paleobiology: a synthesis*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, p.235-238.
- FÜRSICH, F.T. & ABERHAN, M. (1990) Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. *Lethaia*, v.23, p.143-152.
- FÜRSICH, F.T. & FLESSA, K.W. (1991) Ecology, taphonomy, and paleoecology of Recent and Pleistocene molluscan fauna of Bahia la Choya, northern Gulf of California. *Zitteliana*, v.18, p.1-180.
- FÜRSICH, F.T. & OSCHMANN, W. (1986) Storm shell beds of *Nanogyra virgula* in the Upper Jurassic of France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, v.172, p.141-161.
- \_\_\_\_\_. (1993) Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic Kachchh, western India. *J. Geol. Soc. London*, v.150, p.169-185.
- GASTALDO, R.A. (1989) preliminary observations on phytotaphonomic assemblages in a subtropical/temperate Holocene bayhead delta: Mobile Delta, Gulf Coastal Plain, Alabama. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v.58, p.61-83.

- GIFFORD, D.P. (1981) Taphonomy and paleocology: a critical review of archeology's sister discipline. In: SCHIFFER, M.B. (ed.) *Advances in archaeological method and theory*. Academic Press, New York, v.4, p.365-438.
- GHILARDI, R. P. Paleoautoecologia dos bivalves do Grupo Passa Dois (neopermiano), no Estado de São Paulo: bivalves fósseis como indicadores da dinâmica sedimentar. São Paulo, 160p. (Dissertação de mestrado em Geociências. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 1999.)
- GLOVER, C.P. & KIDWELL, S.M. (1993) Influence of organic matrix on the post-mortem destruction of molluscan shells. *The Journal of Geology*, v.101, p.729-747.
- GOODFRIEND, G. A. (1989) Complementary use of amino acid epimerization and radiocarbon analysis for dating mixed-age fossil assemblages. *Radiocarbon*, v.31, p.1041-1047.
- GRADZINSKI, R. (1970) Sedimentation of dinosaur bearing Upper Cretaceous deposits of the Memegit Basin, Gobi Desert. *Paleontologica Polonica*, Varsovia, v.21, p.147-210.
- GRAHAM, R. W. (1981) Preliminary report on Late Pleistocene vertebrates from Selby and dutton archeological/paleontological sites, Yuma County, Colorado. *University of Wyoming Contributions to Geology*, v.20, p.33-56.
- GRAHAM, R. W. (1993) Processes of time-averaging in the terrestrial vertebrate record. In: KIDWELL, S.M. & BEHRENSMEYER, A.K. (eds.) Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages. Paleontological Society, *Short Courses in Paleontology*, n.6, p.102-124.
- GREGORY, W.A. and HART, G.F. (1992) Towards a predictive model for the palynologic response to sea-level changes. *Palaaios*, v.7, p.3-33.
- HANSON, C.B. (1980) Fluvial taphonomic processes: models and experiments. In: BEHRENSMEYER, A.K. & Hill, A.P. (eds.) *Fossils in the making*. Chicago: University of Chicago Press, p.156-181.
- HENDERSON, S. W. & FREY, R. W. (1986) Taphonomic redistribution of mollusks shells in a tidal inlet channel, Sapelo Island, Georgia, *Palaaios*, v.1, p.3-16
- HILL, A. P. (1978). Taphonomical background to fossil man: problems in paleoecology. In: BISHOP, W. (ed.). *Geological background to fossil man*. Toronto: Univ. Toronto Press. 585p.
- \_\_\_\_\_. (1979) Disarticulation and Scattering of Manual Skeletons. *Paleobiology*, v.5, p.261-274
- HILL, A. (1980) Early postmortem damage to the remains of some contemporary east african mammals. In: BEHRENSMEYER, A.K. & HILL, A.P. (eds.) *Fossils in the making - vertebrate taphonomy and paleoecology*, p.131-152.
- HOLLAND, S.M. (1995a) The stratigraphic distribution of fossils. *Palaeobiology*, v.21, p.92-109.
- HOLLAND, S.M. (1995b) Sequence stratigraphy, facies control, and their effects on the stratigraphic distribution of fossils. In: HAQ, B.U. (ed.) *Sequence stratigraphy and depositional response to eustatic, tectonic and climatic forcing*. Dordrecht, Netherland: Kluwer Academic, p.1-23.
- HOLLAND, S.M. (2000) The quality of the fossil record: a sequence stratigraphic perspective. In: ERWIN, D.H.; WING, S.L. (eds.) Deep time-paleobiology's perspective. *Supplement to Palaeobiology*. The Paleontological Society, Kansas. v.26, n.4, p.148-68.
- HOLZ, M. (1998) Um breve histórico de conceitos fundamentais da estratigrafia moderna: seqüências deposicionais e seus fatores controladores. *Pesquisas*, Porto Alegre, n.25, v.1, p.3-26.
- HOLZ, M. & DIAS, M.E. (1998) Taphonomy of palynological records in a sequence stratigraphy framework: an example from the Early Permian Paraná Basin of southern Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v.99, p.217-233.
- HOLZ, M. & BARBERENA, M.C. (1989) A importância da tafonomia para o estudo de vertebrados fósseis. *Acta Geologica Leopoldensia*, v.29(XII), p.77-92.
- \_\_\_\_\_. (1994) Taphonomy of the Brazilian Triassic palaeoherpetofauna: pattern of death, transport and burial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.107, p.179-197.
- HOLZ, M. & SOARES, M.B. (1995) Tafonomia de vertebrados – estado da arte e perspectivas para a paleontologia sul-rio-grandense. *Comun. Mus. Ciênc. Tecnol., Sér. Ciênc. Terra*, n.1, p.85-94.
- HOLZ, M. & DIAS, M.E. (1998) Taphonomy of palynological records in a sequence stratigraphic framework: an example from the Early Permian Paraná Basin of Southern Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v.99, p.217-234.
- HOLZ, M. & SCHULTZ, C.L. (1998) Taphonomy of the south Brazilian triassic herpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. *Lethaia*, v.31, p.1-12.
- HOLZ, M. & SOUTO-RIBEIRO, A. W. (2000) Taphonomy of the South-brazilian triassic vertebrates. *Revista Brasileira de Geociências*, v.30, n.3, p.487-90.
- HOLZ, M. MEDEIROS, M.A.; SCHULTZ, C.L. (2001) Tafocenoses de vertebrados formando resíduos transgressivos – o exemplo do sítio fossilífero “Laje do Coringa” do neocretáceo da Bacia de São Luís no Norte do Brasil. Congresso brasileiro de paleontologia, Rio Branco. *Boletim de Resumos*.
- HÖRNES, R. (1910) *Paläontologie*. Leipzig: Göschersche Verlagsbuchhandlung, 206p.
- HSÜ, K.J. (1983) Actualistic Catastrophism. Address of the retiring President of the International Association of Sedimentologists. *Sedimentology*, v.30, p.3-9.
- HUBBARD, R.J.; PAPE, J. & ROBERTS, D.G. (1985) Depositional sequence mapping as a technique to establish tectonic and stratigraphic framework and evaluate hydrocarbon potential on a passive continental margin. In: BERG, O.R. & WOOLVERTON, D.G. (eds.) *Seismic stratigraphy II: an integrated approach to hydrocarbon exploration*. American Association of Petroleum Geologists Memoir, v.39, p.79-91.
- JONHSON, R.G. (1960) Models and methods for analysis of the mode of formation of fossil assemblages. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, v.71, p.1075-1086.
- KELLNER, A. W.A. (1993) Remarks on Pterosaur Taphonomy and Paleocology. In: XIII Congresso Brasileiro de Paleontologia, São Leopoldo, SBP, *Resumos...*, p.72.
- KIDWELL, S.M. (1986) Taphonomic feedback in Miocene assemblages: testing the role of dead hardparts in benthic communities. *Palaaios*, v.1, p.239-255.
- \_\_\_\_\_. (1990) Phanerozoic evolution of macroinvertebrate shell accumulations: preliminary data from the Jurassic of Great Britain. In: MILLER III, W. W. (ed.) Paleocommunity Temporal Dynamics. *Paleontol. Soc. Spec. Publ.*, v.5, p.309-327.
- KIDWELL, S.M. (1993) Patterns of Time-averaging in the shallow marine fossil record. In: KIDWELL, S.M. & BEHRENSMEYER, A.K. (eds.) Taphonomic approaches to time

resolution in fossil assemblages. Paleontological Society, *Short Courses in Paleontology*, n.6, p.275-300.

KIDWELL, S.M. & BAUMILLER, T. (1990) Experimental desintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen, and decay thresholds. *Paleobiology*, v.16, p.247-271.

KIDWELL, S.M. & BEHRENSMEYER, A.K. (1993a) Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages. Paleontological Society, *Short Courses in Paleontology*, n.6.

\_\_\_\_\_. (1993b) Taphonomic approaches to Time resolution in fossil assemblages: introduction. In: KIDWELL, S.M. & BEHRENSMEYER, A.K. (eds.) Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages. Paleontological Society, *Short Courses in Paleontology*, n.6, p.1-8.

\_\_\_\_\_. (1993c) Summary: estimates of time-averaging. In: KIDWELL, S.M. & BEHRENSMEYER, A.K. (eds.) Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages. Paleontological Society, *Short Courses in Paleontology*, n.6, p.301-302.

KIDWELL, S.M. & BRENCHELEY, P.J. (1994) Patterns in bioclastic accumulations through the Phanerozoic: Changes in input or in destruction? *Geology*, 22: 1139-1143.

\_\_\_\_\_. (1996) Evolution of the fossil record: thickness trends in marine skeletal accumulations and their implications. In: JABLONSKY, D. H., ERWIN, D. H., Lippis, J. H., Brencley, P. J. (eds.) *Evolutionary Paleobiology*. Chicago: University of Chicago Press, p.290-336.

KIDWELL, S.M. & BOSENCE, D.W.J. (1991) Taphonomy and Time-averaging of marine shelly faunas. In: ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E. (eds.) Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record. *Topics in Geobiology*, Plenum Press, New York, p.115-209.

KIDWELL, S.M. & FLESSA, K.W. (1996) The quality of the fossil record: Populations, species, and communities. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 24: 433-464.

KIDWELL, S.M. & HOLLAND, S.M. (1991) Field description of coarse bioclastic fabrics. *Palaos*, v.6, p.426-434.

KIDWELL, S.M. & JABLONSKY, D. (1983) Taphonomic feedback: ecological consequences of shell accumulation. In: TEVESZ, M.J.S. & MCCALL (eds.) *Biotic interactions in Recent and fossil benthic communities*. New York: Plenum Press, p.195-248.

KIDWELL, S.M. & LABARBERA, M. (1993) Experimental Taphonomy. *Palaos*, v.8, p.1-2.

KIDWELL, S.M.; FÜRSICH, F.T. & AIGER, T. (1986) Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentration. *Palaos*, v.1, p.228-238.

KONDO, Y. (1995) Adaptive strategies of soft-bottom, suspension-feeding bivalves to physical disturbance: evidence from fossil preservation. In: The Fifth Canadian Paleontology Conference and International Symposium on the Paleobiology and Evolution of the Bivalvia, Drumheller, *Program and Abstracts...*, p.18-19.

KOENIGSWALD, W. von. (1980) Das Skelett eines Pantholestiden (Proteutheria, Mammalia) aus dem mittleren Eozän von messel bei Darmstadt. *Paleontologische Zeitschrift* v.54, n.3/4, p.267-87.

KOTLER, E.; MARTIN, R.E.; LIDDELL, W.D. (1992) Experimental analysis of abrasion and dissolution resistance of modern reef-dwelling foraminifera: implications for the preservation of biogenic carbonate. *Palaos*, v.7, p.244-276.

KOWALEWSKI, M. (1996) Time-averaging, overcompleteness and the geological record. *Journal of Geology* v.104, p.317-326.

\_\_\_\_\_. (1997) The reciprocal taphonomic model. *Lethaia*, v.30, p.86-88.

KOWALEWSKI, M., DULAI, A., & FÜRSICH, F.T. (1998a) A fossil record full of holes: The Phanerozoic history of drilling predation. *Geology*, v.26, p.1091-1094.

KOWALEWSKI, M., GOODFRIEND, G.A., & FLESSA, K. W. (1998b) The high-resolution estimates of temporal mixing in shell beds: the evils and virtues of time-averaging. *Paleobiology*, v.24, p.287-304.

KOWALEWSKI, M. (1999a) Actuopaleontology: the strength of its limitations. *Acta Palaeontologica Polonica*, v.44, p.452-454.

\_\_\_\_\_. (1999b) Paleoeecology. p. 328-329. In: LICKER, M. D. (publisher), *McGraw-Hill 2000 Yearbook of Science and Technology*. New York: McGraw-Hill.

KOWALEWSKI, M., SIMÕES, M.G., & FLESSA, K. W. (2000) High-resolution records preserved in time-averaged shell assemblages: Holocene macrofauna as a tool for reconstructing recent history of coastal geosystems. *Eos, Transactions, American Geophysical Union*, v.81, n.19, p.S89. Torello, 1999

\_\_\_\_\_. (2000) High-resolution records preserved in time-averaged shell assemblages: Holocene macrofauna as a tool for reconstructing recent history of coastal geosystems. *Eos, Transactions, American Geophysical Union*, v.81, n.19, p.S89.

KOWALEWSKI, M.; SIMÕES, M.G.; TORELLO, F.F.; MELLO, L.H.C. & GHILARDI, R.P. (2000) Drill holes in shells of Permian benthic invertebrates. *Journal of Paleontology*, v.74, p.532-543.

KUHN, T.S. (1989) *A estrutura das revoluções científicas*. Editora Perspectiva. 257p.

LAATSCH, W. 1931. Die Biostratonomie der Ganoidfische des Kupferschiefers. *Palaeobiologica*, Leipzig, v.4, p.175-238.

LASK, P.B. (1993). The hydrodynamic behaviour of sclerites from the trilobite *Flexicalymene meeki*. *Palaos*, v.8, p.219-225.

LAWRENCE, D.R. (1968) Taphonomy and information losses in fossil communities. *Geological Society of America Bulletin*, v.79, p.1315-30

LAWTON, R. (1977). Taphonomy of the Dinosaur Quarry, Dinosaur National Monument. *Contribs. to Geology*, Univ. Wyoming, v.15, p.119-126

LI, X. & DROSER, M. L. (1997) Nature and distribution of Cambrian shell concentrations: evidence from the Basin and Range province of western United States (California, Nevada and Utah). *Palaos*, v.12, p.111-126.

LYMAN, R.L. (1994) Relative abundances of skeletal specimens and taphonomic analysis of vertebrate remains. *Palaos*, v.9, p.288-298.

MAISEY, J.G (1991) *Santana Fossils - an illustrated atlas*. Neptune City: T.F.H. 459p.

MARGALEF, R. (1968) Perspectives in ecological theory. Chicago: University of Chicago Press, 111p.

MARTILL, D.M. (1988) Preservation of fish in Cretaceous Santana Formation of Brazil. *Palaeontology*, v.30, p.543-556.

- MARTIN, R.E. (1999) Taphonomy a process approach. *Cambridge Paleobiology Series*, v.4, Cambridge University Press, Cambridge, 508p.
- MCKINNEY, M.L. (1991) Completeness of the fossil record: an overview. In: DONOVAN, S.K. (ed.) *The process of fossilization*. New York: Columbia University Press, p.66-83
- MENDES, J.C. (1982) *Paleontologia geral*. Rio de Janeiro: Livros Técnicos e Científicos Editora S.A.. 368p.
- MENDES, J.C. *Paleontologia básica*., São Paulo: T.A. Queiroz Editora e Editora da Universidade de São Paulo, 1988.
- MENDES, M. (1998). *An attempt at taphonomic simulation in Blattopteras from Araripe (Lower Cretacean) from NE of Brazil*. Proceedings of the First Palaeontological Conference, Moscow, Bratislava, AMBA/AM/PFICM98/1. v.99, p.99-101.
- MEYER, D.L. & MEYER, K.B. (1986) Biostratigraphy of Recent crinoids (Echinodermata) at Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia. *Palaios*, v.1, p.294-302.
- MIALL, A.D. (1986) Eustatic sea level changes interpreted from seismic stratigraphy: a critique of the methodology with particular reference to the north sea Jurassic record. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, v.70, p.131-137.
- MILLER, A. I. (1997) Coordinated stasis or coincidental relative stability? *Paleobiology*, v.23, p.155-164.
- MÜLLER, A.H. (1976) *Lehrbuch der Paläozoologie*. Jena: G Fischer Verlag.
- \_\_\_\_\_. (1979) Fossilization (taphonomy). In: MOORE, R.C.; ROBINSON, R.A. & TEICHERT, C. (eds.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part A, Introduction. Geological Society of America, University of Kansas Press, Boulder, Colorado and Lawrence, p. A2-A78.
- MÜLLER, A.H. *Lehrbuch der Paläozoologie*. Band I, Allgemeine Grundlagen. Fünfte Auflage. Jena, Gustav Fischer Verlag. 514p.
- NORRIS, R.D. (1989) Cnidarian taphonomy and affinities of the Ediacara Biota. *Lethaia*, v.22, p.235-247.
- ODUM, E.P. (1969) The strategy of ecosystem development. *Science*, v.164, p.262-270.
- OLSZEWSKI, T. (1997) Accounting for bias due to time-averaging in fossil data: when is enough enough? *The Geological Society of America Annual Meeting, Abstracts with Programs*, v.29, p. A265.
- \_\_\_\_\_. (1999) Taking advantage of time-averaging. *Paleobiology*, v.25, p.226-238.
- OLSON, E.C. (1952) The evolution of a Permian vertebrate chronofauna. *Evolution*, Lancaster, Penn., v.6, p.181-96
- \_\_\_\_\_. (1957) Fauna of the Vale and Choza: 14. Summary, review, and integration of the geology and the faunas. *Fieldiana Geol.* v.10, p.397-448.
- \_\_\_\_\_. (1958). Fauna of the Vale and Choza: 14. Summary, review and integration of the Geology and the faunas. *Fieldiana Geology*, Chicago, I 11, v.10, p.397-448
- ORLOV, Yu. A. (1959) *Fundamentals of Paleontology*. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSR, p.482.
- PALMER, D. (1992) Taphonomy. *Endeavour*, New Series, v.16, p.167-172.
- PARSONS-HUBBARD, X. M.; CALLENDER, W. R.; POWELL, E. N.; BRETT, C. E.; WALKER, S.E.; RAYMOND, A. L.; STAFF, G. M. (1999) Rates of burial and disturbance of experimentally-deployed molluscs: implications for preservation potential. *Palaios*, v.14, p.337-351.
- PAYTON, C.P. (1977) Seismic stratigraphy - applications to hydrocarbon exploration. *American Association of Petroleum Geologists Memoir*, v.26, 516p.
- PITMAN, W.C. (1978) Relationship between eustasy and stratigraphic sequences of passive margins. *Geological Society of America Bulletin*, v.89, p.1389-1403.
- PLOTNICK, R.E. (1986) Taphonomy of a modern shrimp: implications for the arthropod fossil record. *Palaios*, v.1, n.3, p.286-293.
- POKORNÝ, V. (1958) *Grundzüge der zoologischen Micropalaeontologie*. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften. Band 1. 580p.
- POSAMENTIER, H.W. & ALLEN, G.P. (1994) *Siliciclastic sequence stratigraphy - concepts and applications*, 89p.
- POTONÉ, H. (1910) *Die Entstehung der Steinkohle und der Kaustobiolithe überhaupt*. Berlin: Bornträger.
- QUENSTEDT, W. (1927) Beiträge zum Kapitel Fossil und Sediment vor und bei der Einbettung. *Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, v.58B, p.353-432.
- REIF, W.E. (1971) Zur Genese des Muschelkalk-Keuper Grenzbonebeds in Südwestdeutschland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie, Abhandlungen*, Stuttgart, v.139, p.369-404.
- RICCOMINI, C. (1995) *Tectonismo gerador e formador dos depósitos sedimentares pós-gondvânicos da porção centro-leste do Estado de São Paulo e áreas vizinhas*. Inst. de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo (Tese de Livre Docência) 100p.
- RICH, F.J. (1989) A review of the taphonomy of plant remains in lacustrine sediments. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, v.58, p.33-46.
- RICHTER, R. (1928) Aktuapaläontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung. *Senckenbergiana*, v.10, p.285-292.
- ROHN, R. (1988) *Bioestratigrafia e paleoambientes da formação Rio do Rasto na borda leste da Bacia do Paraná* (permiano superior, Estado do Paraná). Universidade de São Paulo. 2v. (Dissertação de mestrado - inédita).
- \_\_\_\_\_. (1994) *Evolução paleoambiental da Bacia do Paraná durante o neopermiano no Leste de Santa Catarina e do Paraná*. Universidade de São Paulo. 2v. (Tese de doutoramento inédita).
- ROCHA-CAMPOS, A.C. (1966) Implicação em sistemática do tipo de fossilização dos lamelibrânquios fósseis de taíó, santa catarina. *boletim da sociedade brasileira de geologia*, v.15, p.55-60.
- RODGERS, R. R. (1993) Systematic patterns of time-averaging in the terrestrial vertebrate record: a cretaceous case study. In: KIDWELL, S.M. & BEHRENSMEYER, A. K. (eds.) *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages, Sourt Course in Paleontology*, v.6, p.228-249.
- RUSSEL, M.P. (1992) The processes of fossilization. *Palaios*, v.7, p.331-332.
- SCHAEFER, W. (1962). *Aktuopalaeontologie nach Studien in der Nordsee*. Frankfurt, Waldemar Kramer. 666p.

- \_\_\_\_\_. (1972) *Ecology and paleoecology of marine environments*. Chicago Press, 568p.
- SCHINDEWOLF, O. (1950) *Grundfragen der Paläontologie*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. 506p.
- SCHMIDT, V. & McDONALD, P.A. (1979) The role of secondary porosity in the course of sandstone diagenesis. In: SCHOLLE, P.A. & SCHLUGER, P.R. (eds.) *Aspects of diagenesis*. Special Publication v.26, p.175-207. S.E.P.M., Tulsa.
- SCOTT, R.W. (1970) Paleoecology and paleontology of the Lower Cretaceous Kiowa Formation, Kansas. *Univ. Kansas Paleontol. Contrib. Art. 52 (Cretaceous I)*, p.1-94.
- SCOTT, A.C. & COLLINSON, M. (1983) Investigating fossil plant beds. Part 1: The origin of fossil plants and their sediments. *Geol. Teaching*, v.7, p.114-122.
- SEILACHER, A. (1959) Fossilien als Strömungsanzeiger. *Aus der Heimat, Öhringen (Württemberg)*, v.67, p.170-177.
- \_\_\_\_\_. (1970) Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. *Neues Jahrbuch für geologie und Paläontologie*, Jahrgang 1970, Heft 1, p. 34-39.
- \_\_\_\_\_. (1973) Biostratigraphy: the sedimentology of biologically standardized particles. In: GINSBURG, R.N. (ed.) *Evolving Concepts in Sedimentology*, p.159-177.
- \_\_\_\_\_. (1976) Sonderforschungsbereich 53, "Paläökologie": Arbeitsbericht 1970-1975. *Zentralblatt für Geologie und Mineralogie*, II n.5/6, p.203-494.
- \_\_\_\_\_. (1984) Late Precambrian and Early Cambrian metazoa: preservational and real extinctions. In: HOLLAND, H.D. & TRENDALL, A.F. *Patterns and change in Earth evolution*. Berlin: Springer. p.159-168.
- SHIPMAN, P. (1981) *Life history of a fossil*. London: Harvard University Press.
- SHOTWELL, J. A. (1964) Community succession in Mammalia, the Late Tertiary. In: IMBRIE, J. & NEWELL, N. (eds.) *Approaches to Paleoecology*. New York: Wiley.
- SHROCK, R.R. & TWENHOFEL, W.H. (1953) *Principles of Invertebrate paleontology*. New York: McGraw Hill. 816p.
- SIGNOR, P.W., III, & LIPPS, J.H. (1982) Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record. In: SILVER, R.T., & SCHULTZ, P.H. (eds.) *Geological implications of impacts of large asteroids and comets on the Earth*. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, v.190, p.353-371.
- SIMÕES, M.G. & FITTIPALDI, F.C. Técnica de impregnação de bivalves fósseis e subfósseis em resina sintética com vistas ao estudo da estrutura da concha. In: 17º Congresso Brasileiro de Zoologia, Londrina, SBZ, *Resumos...*, p.461, 1990.
- SIMÕES, M.G. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1993) Taphonomic history of Late Paleozoic shell beds, Paraná Basin, Brazil. In: XIII Congresso Brasileiro de Paleontologia, São Leopoldo, SBP, *Resumos...*, p.69.
- \_\_\_\_\_. (1994) An autochthonous Late Paleozoic pelecypod assemblage from the Rio do Sul Formation (Permian), Paraná Basin, Brazil. In: 38º Congresso Brasileiro de Geologia, Balneário Camboriú, *Boletim de Resumos Expandidos...*, p.206-207.
- SIMÕES, M.G.; TORELLO, F.F. & ROCHA-CAMPOS, A.C. (1994) Proximal storm shell beds or coquinas in the Corumbatai Formation (*Pinzonella illusa* assemblage; Late Permian) in Rio Claro, SP, Paraná Basin, Brazil. In: 38º Congresso Brasileiro de Geologia, Balneário Camboriú, *Boletim de Resumos Expandidos...*, p.226-227.
- \_\_\_\_\_. (1995) A storm-generated coquina (*Pinzonella neotropica* assemblage), Paraná Basin, Brazil. In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Uberaba, SBP, *Atas...*, p.126.
- SIMÕES, M.G.; ANELLI, L.E. & ROCHA-CAMPOS, A. C. (1997) Adaptive strategies of Permian anomalodesmatan pelecypods to physical disturbance. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v.69, p.270.
- SIMÕES, M. G. & HOLZ, M. (1999) Tafonomia – ambientes e processos de fossilização. In: CARVALHO, I.S. (ed.). *Paleontologia*. Ed. UFRJ. (no prelo).
- SIMÕES, M.G. & KOWALEWSKI, M. (1999) The importance of taphonomy in teaching paleontology. XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Crato, CE, *Boletim de Resumos*, p.108-109.
- \_\_\_\_\_. (1998) Complex shell beds as paleoecological puzzles: a case study from the Upper Permian of the Paraná Basin, Brazil. *Facies*, v.38, p.175-196.
- SIMÕES, M.G.; MARQUES, A.C.; MELLO, L.H.C. & GHILARDI, R.P. (2000a) The role of taphonomy in cladistic analysis: a case study in Permian bivalves. *Revista Española de Paleontología*, v.15, p.153-164.
- SIMÕES, M.G., KOWALEWSKI, M., TORELLO, F.F., GHILARDI, R.P. & MELLO, L.H.C. (2000b) Early onset of modern-style shell beds in the Permian sequences of the Parana Basin: implications for the Phanerozoic trend in bioclastic accumulations. *Revista Brasileira de Geociências*, v.30, n.3, p.495-499.
- SIMPSON, G.G. (1961) Some problems on vertebrate paleontology. *Science*, v.133, p.1679-89.
- SLOSS, L.L.; KRUMBEIN, W.C. & DAPPLES, E.C. (1949). Integrated facies analysis. In: LONGWELL, C.R. (ed.). *Sedimentary facies in geologic history*. *Geological Society of America Memoir*, v.39, p.91-124.
- SMITH, A.B. (1984) *Echinoid paleobiology*. London: Allen and Unwin.
- SMITH, D.G. & SMITH, N.D. (1980) Sedimentation in anastomosed river systems: examples from alluvial valleys near Banff, Alberta. *Journal of Sedimentary Petrology*, v.50, p.157-164.
- SMITH, GR.; STEARLEY, R.F. & BADGLEY, C.E. (1988). Taphonomic bias in fish diversity from Cenozoic floodplain environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam, v.63, p.263-73.
- SOARES, M.B. & ARAÚJO-BARBERENA, D. (1997) Modelo de tafofácies para a assembléia fossil dos mesossaurídeos (proganosauria) da Formação Irati, Bacia do Paraná. 15. Congresso Brasileiro de Paleontologia, São Pedro. *Boletim de Resumos*, p.164.
- SOUTO-RIBEIRO, A. W. E HOLZ, M. (1998) The Early Triassic Sanga do Cabral (Paraná basin, Brazil) and Katberg sandstone (Karoo basin, South Africa) formations: a possible "taphocorrelation". *Journal of African Earth Science*, v.27, n.1A.
- SPEYER, S.E. & BRETT, C.E. (1986) Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. *Palaaios*, v.1, p.312-327.
- SPEYER, S.E. & BRETT, C.E. (1988) Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeogeology*, v.63, p.225-262.



- \_\_\_\_\_. (1991) Taphonomic controls: background and episodic processes in fossil assemblage preservation. In: ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E. (eds.) *Taphonomy: realising the data locked in the fossil record. Topics in Geobiology*, New York: Plenum Press, p.501-545.
- SPICER, R.A. (1980) The importance of depositional sorting to the biostratigraphy of plant megafossils. In: DILCHER, D.L. & TAYLOR, T.N. (eds.) *Biostratigraphy of Fossils Plants*. Stroudsburg, Pennsylvania: Dowden, Hutchinson and Ross, p.171-183.
- \_\_\_\_\_. (1981) The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Silwood Park, Berkshire, England. *Prof. Pap., US Geol. Surv.*, v.1143, p.1-68.
- SPICER, R.A. (1991) Plant taphonomic process. In: ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E. (eds.) *Taphonomy: realising the data locked in the fossil record. Topics in Geobiology*, New York: Plenum Press, p.78-113.
- SPICER, R.A. & WOLFE, J.A. (1987) Taphonomy of Holocene deposits in Trinity (Clair Engle) Lake, Northern California. *Paleobiology*, v.13, p.227-321.
- STAFF, G.M. & POWELL, E.N. (1988) The paleoecological significance of diversity: the effect of time averaging and differential preservation on macroinvertebrate species richness in death assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.63, p.73-90.
- STANLEY, S.M. (1970) Relation of shell form to life habits in the Bivalvia (Mollusca). *Geol. Soc. Am. Mem.*, v.125, p.1-296.
- TAYLOR, J.D. & LAYMAN, M. (1972) The mechanical properties of Bivalve (Mollusca) shell structures. *Palaeontology*, v.15, n.1, p.73-87.
- TAYLOR, J.D.; KENNEDY, W.J. & HALL, A. (1969) The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction: Nuculacea-Trigonacea. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.*, suppl., v.3, p.1-125
- TOBIEN, H. (1968). Typen und Genese Tertiärer Säugerlagerstätten. *Eclogae. geol. Helv.* v.61, n.2, p.549-75
- TOOTS, H. (1965). Sequence of Disarticulation in mammalian Skeletons. *Contributions to Geology*, v.4, n.1, p.37-39
- TORELLO, F.F. (1999) *Bioestratigrafia de concentrações fossilíferas da assembléia de Pinzonella neotropica (Reed), da Formação Corumbataí (permiano), Tambaú, SP, São Paulo*. 121p. (Dissertação de mestrado em Geociências. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 1994.)
- TORELLO, F.F. & SIMÕES, M.G.O. (1993) significado paleoambiental de pelecípodos fósseis preservados com as valvas articuladas abertas (*butterflyed*). In: V Congresso de Iniciação Científica da UNESP, Resumos....p.80.
- \_\_\_\_\_. (1994) Características tafonômicas da assembléia de *Pinzonella illusa* Reed, Formação Corumbataí (neopermiano), Bacia do Paraná, Brasil. *Acta Geologica Leopoldensia*, v.39/1, n.17, p.159-173.
- TRUSHEIM, F. 1931. Actuo-paläontologische Beobachtungen an Triops Cancriformis. *Senckenbergiana* v.13, p.234-35.
- TURNBULL, W.D. & MARTILL, D. M. (1988) Taphonomy and preservation of a monospecific titanotheriid assemblage from the Washakie Formation (late Eocene), Southern Wyoming. An ecological accident in the fossil record. *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.63, p.91-108.
- TUCKER, M.E. (1991) The diagenesis of fossils. In: DONOVAN, S.K. (ed.) *The process of fossilization*. New York: Columbia University Press, p.84-104.
- VAIL, P.R.; AUDEMARD, F.; BOWMAN, S.A.; EISNER, P.N. & PEREZ-CRUZ, C. (1991) The stratigraphic signatures of tectonics, eustasy and sedimentology – an overview. In: EINSELE, G.; RICKEN, W. & SEILACHER, A. (eds.) *Cycles and events in stratigraphy*. Berlin: Springer Verlag. p.617-659.
- VAN WAGONER, J.C.; POSAMENTIER, H.W.; MITCHUM, R.M.; VAIL, P.R.; SARG, J.F.; LOUITT, T.S. & HARDENBOL, J. (1988) An overview of sequence stratigraphy and key definitions. In: WILGUS, C.K.; HASTINGS, B.S.; KENDALL, C.G.; S.T.C.; POSAMENTIER, H.W.; ROSS, C.A. & VAN WAGONER, J.C. (Eds.). *Sea-level changes: an integrated approach. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication*, v.42, p.39-45
- VALENTINE, J.W. (1989) How good was the fossil record? Clues from the California Pleistocene. *Paleobiology*, v.15, p.83-94
- VOORHIES, M.R. (1969). Taphonomy and Population Dynamics of an Early Pliocene Vertebrate Fauna. Knox County, Nebraska. *Contributions to Geology. Special Paper* v.1, p.69
- WALKER, K. R. & BAMBACH, R. K. (1971) The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments: time averaged communities. *The Geological Society of America Annual Meeting, Abstracts with Programs*, p.783-784.
- WALKER, R.G. (1984) General introduction: facies, facies sequences and facies models. In: WALKER, R.G. 1984. *Facies Models*. 2nd. Edition. *Geological Association of Canada, Geoscience Canada Reprint Series*, v.1, p.1-9.
- WALKER, S.E. (1989) Hermit crabs as taphonomic agents. *Palaos*, v.4, p.439-452.
- WALKER, K. R. & BAMBACH, R. K. (1971) The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments: time averaged communities. *The Geological Society of America Annual Meeting, Abstracts with Programs*, p.783-784.
- WALKER, S.E. & CARLTON, J.T. (1995) Taphonomic losses become taphonomic gains: an experimental approach using the rocky shore gastropod, *Tegula funebris*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.114, p.197-217.
- WALKER, S. E.; GOLDSTEIN, S.T. (1999) Experimental field taphonomy: taphonomic tiering of molluscs and foraminifera above and below the sediment water interface. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.149, p.227-244.
- WALKER, R.G. & JAMES, N.P. (1992) *Facies Models* - response to sea level change. Geological Association of Canada, 409p.
- WALKER, R.G. & PLINT, A.G. (1992) Wave and storm dominated shallow marine systems. In: WALKER, R.G. & JAMES, N.P. (eds.) *Facies Models - response to sea level change*. Geological Association of Canada. p.219-238.
- WASMUND, E. (1926) Biocoenose und thanatocoenose. *Arch. Hydrobiol.*, v.17, p.1-116.
- WATTS, A.B. (1982) Tectonic subsidence, flexure and global changes of sea level. *Nature*, v.297, p.469-474.
- WEBB, R.S. & WEBB, T. (1988) Rates of sediment accumulation in pollen cores from small lakes and mires of eastern North America. *Quaternary research*, v.30, p.284-97.



WEIGELT, J. (1927a) *Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung*. Leipzig: Verlag M. Weg.

\_\_\_\_\_. (1927b) Über Biostratonomie. Eine Betrachtung zu Dollos siebzigstem Geburtstag. *Der Geologe*, p.1069-1076.

\_\_\_\_\_. (1930) Der Lebensgang von Johannes Walther, Walther Festschrift, *Leopoldina*, v.6, p.3-10.

\_\_\_\_\_. (1989) Recent vertebrate carcasses and their paleobiological implications. The University of Chicago Press. 188p.

WEISHAMPEL, D.B. & WESTPHAL, F. (1986) Die Plateosaurier von Trossingen. *Ausstellungskataloge der Universität Tübingen*, v.19, 27p.

WHEELER, H.E. (1958) Time-Stratigraphy. *Geological Society of America Bulletin*, v.42, n.5, p.1047-1063.

WHITTAKER, R.H. (1970) *Communities and ecosystems*. London: Collier-Macmillan.

WIGNALL, P.B. (1993) Anoxia as the cause of the end-Permian mass extinction. *Geological Society of America, Abstracts with Programs*, v.25, p.A155.

\_\_\_\_\_. (1991) Test of the concepts of sequence stratigraphy in the Kimmeridgian (Late Jurassic) of England and northern France. *Marine and Petroleum Geology*, v.8, p.430-441.

WILGUS, C.K.; HASTINGS, B.S.; KENDALL, C.G.; ST. C.; POSAMENTIER, H.W.; ROSS, C.A. & VAN WAGONER, J.C. (eds.) 1988. Sea-level changes: an integrated approach. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication*, v.42, 407p.

WILSON, M.V.H. (1987) Predation as a source of fish fossils in Eocene lake sediments. *Palaos*, v.2, p.497-504.

WOOD, J.M.; THOMAS, R.G. & VISSER, J. (1988) Fluvial Processes and Vertebrate Taphonomy: The upper Cretaceous Judith River Formation, South-Central Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.66, p.127-43.

ZAPFE, H. (1954) Ergebnisse einer Untersuchung über die Entstehung von Knochenlagerstätten in Karstspalten und Höhlen der geologischen Vorzeit. *Anzeige der österreichischen Akademie der Wissenschaften*, v.91, p.242-245.

ZIEGLER, B. (1983) *Introduction to palaeobiology, general palaeontology*. Ellis Horwood Series in Geology. 225p.

## Índice remissivo

Abalos sísmicos – 132, 134

Abrásão – 41, 52, 61, 68, 72, 75, 87, 134, 138, 162-164, 183

Ação deslocadora – 83, 85

Acidentes – 46, 48

Acritarcha – 125

Actuopaleontologia – 24, 36, 38, 175

Agente abrasivo – 75

Agentes geológicos – 63

Aktuopaläontologie – 32, 35, 36

Âmbar – 46, 161

Ambiente(s) lacustre(s) – 51, 78, 167

Ambientes anóxicos – 51

Ambientes transicionais – 122, 168

Anomalocaris – 170

Anoxia – 53

Aragonita – 82, 89

Arcabouço cronoestratigráfico – 123, 125, 127

Archaeoperix – 173

Área-fonte – 60, 61, 71

Areia movediça – 48

Arenito – 23, 95, 141

Arenitos bioclásticos – 93, 110, 127, 128, 132, 138, 150

Armadilhas de conservação – 161

Arqueologia – 24, 38

Arranjo tridimensional – 98

Asfixia – 48

Assembléia fossilífera – 52, 93, 102, 25, 45

Assembléia monoespecífica – 48

Assinaturas tafonômicas – 21, 23, 93, 128, 134, 138, 146, 148, 161-163, 190

Assoalho – 51, 177

Asteróides – 57

Atitude – 92

Atualismo – 19

Bactérias – 50, 71, 177

Barras em pontal – 138, 151

Barras fluviais – 46, 48, 79, 108, 150

Batimetria – 22, 136

Bioclastos – 21, 23, 47, 64, 66, 72, 75, 76, 77, 82, 87, 95-99, 101-103, 105, 138, 139, 144, 146, 148, 149, 155-157, 162-165

Bioerosão – 21, 39, 75, 87, 98, 134, 146, 155, 162, 164, 165, 176

Bioestratinomia – 24, 35, 37

Biofábrica – 64, 66, 105, 163

Bioturbação – 39, 87, 136, 144, 148, 149, 156, 162, 179

Bivalves – 28, 31, 51, 53, 55, 64, 66, 72, 75, 76, 83, 88, 89, 98, 103, 107, 108, 110, 128, 130, 132, 138, 145, 148, 149, 150, 157, 158, 164, 165, 176, 179, 180, 184, 190

Bivalves da epifauna bissada – 66

Bivalves escavadores – 64, 66, 157

Bone beds – 38, 95, 136

Botryococcus – 125

Branchiostoma – 181

Burgess shale – 51, 169

WEIGELT, J. (1927a) *Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung*. Leipzig: Verlag M. Weg.

\_\_\_\_\_. (1927b) Über Biostratonomie. Eine Betrachtung zu Dollos siebzigstem Geburtstag. *Der Geologe*, p. 1069-1076.

\_\_\_\_\_. (1930) Der Lebensgang von Johannes Walther, Walther Festschrift, *Leopoldina*, v.6, p.3-10.

\_\_\_\_\_. (1989) Recent vertebrate carcasses and their paleobiological implications. The University of Chicago Press. 188p.

WEISHAMPEL, D.B. & WESTPHAL, F. (1986) Die Plateosaurier von Trossingen. *Ausstellungskataloge der Universität Tübingen*, v.19, 27p.

WHEELER, H.E. (1958) Time-Stratigraphy. *Geological Society of America Bulletin*, v.42, n.5, p.1047-1063.

WHITTAKER, R.H. (1970) *Communities and ecosystems*. London: Collier-Macmillan.

WIGNALL, P.B. (1993) Anoxia as the cause of the end-Permian mass extinction. *Geological Society of America, Abstracts with Programs*, v.25, p.A155.

\_\_\_\_\_. (1991) Test of the concepts of sequence stratigraphy in the Kimmeridgian (Late Jurassic) of England and northern France. *Marine and Petroleum Geology*, v.8, p.430-441.

WILGUS, C.K.; HASTINGS, B.S.; KENDALL, C.G.; ST. C.; POSAMENTIER, H.W.; ROSS, C.A. & VAN WAGONER, J.C. (eds.) 1988. Sea-level changes: an integrated approach. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication*, v.42, 407p.

WILSON, M.V.H. (1987) Predation as a source of fish fossils in Eocene lake sediments. *Palaos*, v.2, p.497-504.

WOOD, J.M.; THOMAS, R.G. & VISSER, J. (1988) Fluvial Processes and Vertebrate Taphonomy: The upper Cretaceous Judith River Formation, South-Central Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.66, p.127-43

ZAPFE, H. (1954) Ergebnisse einer Untersuchung über die Entstehung von Knochenlagerstätten in Karstspalten und Höhlen der geologischen Vorzeit. *Anzeige der österreichischen Akademie der Wissenschaften*, v.91, p.242-245.

ZIEGLER, B. (1983) *Introduction to palaeobiology, general palaeontology*. Ellis Horwood Series in Geology. 225p.

## Índice remissivo

Abalos sísmicos – 132, 134

Abrasão – 41, 52, 61, 68, 72, 75, 87, 134, 138, 162-164, 183

Ação deslocadora – 83, 85

Acidentes – 46, 48

Acritarcha – 125

Actuopaleontologia – 24, 36, 38, 175

Agente abrasivo – 75

Agentes geológicos – 63

Aktuopaläontologie – 32, 35, 36

Âmbar – 46, 161

Ambiente(s) lacustre(s) – 51, 78, 167

Ambientes anóxicos – 51

Ambientes transicionais – 122, 168

Anomalocaris – 170

Anoxia – 53

Aragonita – 82, 89

Arcabouço cronoestratigráfico – 123, 125, 127

Archaeoperix – 173

Área-fonte – 60, 61, 71

Areia movediça – 48

Arenito – 23, 95, 141

Arenitos bioclásticos – 93, 110, 127, 128, 132, 138, 150

Armadilhas de conservação – 161

Arqueologia – 24, 38

Arranjo tridimensional – 98

Asfixia – 48

Assembléia fossilífera – 52, 93, 102, 25, 45

Assembléia monoespecífica – 48

Assinaturas tafonômicas – 21, 23, 93, 128, 134, 138, 146, 148, 161-163, 190

Assoalho – 51, 177

Asteróides – 57

Atitude – 92

Atualismo – 19

Bactérias – 50, 71, 177

Barras em pontal – 138, 151

Barras fluviais – 46, 48, 79, 108, 150

Batimetria – 22, 136

Bioclastos – 21, 23, 47, 64, 66, 72, 75, 76, 77, 82, 87, 95-99, 101-103, 105, 138, 139, 144, 146, 148, 149, 155-157, 162-165

Bioerosão – 21, 39, 75, 87, 98, 134, 146, 155, 162, 164, 165, 176

Bioestratinomia – 24, 35, 37

Biofábrica – 64, 66, 105, 163

Bioturbação – 39, 87, 136, 144, 148, 149, 156, 162, 179

Bivalves – 28, 31, 51, 53, 55, 64, 66, 72, 75, 76, 83, 88, 89, 98, 103, 107, 108, 110, 128, 130, 132, 138, 145, 148, 149, 150, 157, 158, 164, 165, 176, 179, 180, 184, 190

Bivalves da epifauna bissada – 66

Bivalves escavadores – 64, 66, 157

Bone beds – 38, 95, 136

Botryococcus – 125

Branchiostoma – 181

Burgess shale – 51, 169

- Butterfly valves* – 55  
 Calcedônea – 82  
 Calcita – 82, 83, 99  
 Camada (*Bed*) – 105  
 Carbonato de cálcio – 82, 83  
 Carbonífero – 60, 170  
 Carbonificação – 34, 81  
 Carcaças articuladas – 69, 166  
 Carcaças d'água – 69  
 Carena – 72, 75  
 Carnívoros – 67  
 Carpais – 67, 68  
 Causa(s) da morte – 24, 46  
*Causa mortis* – 33, 44, 46  
 Cefalópodes – 77, 88, 89, 108  
 Celulose – 51  
 Cenozóico – 88, 130, 148, 157  
*Centrosaurus* – 136, 138  
 Ceratosauros – 108  
 Chapada de araripe – 169, 173  
 Ciclo exógeno – 38, 52, 60, 61, 63, 144  
 Ciclo(s) transgressivo(s) – 22, 169  
 Classe(s) de idade(s) – 44, 170  
 Classe(s) tafonômica(s) – 139, 141  
 Clima (influência do) – 57, 58, 71, 111, 112, 173  
*Clump* – 105  
 Coleta – 19, 91-93, 114, 116, 146, 150  
 Comportamento hidráulico – 67, 178, 183-186  
 Composição monotípica – 107  
 Composição politípica – 107  
 Concentrações amalgamadas – 107  
 Concentrações condensadas – 165  
 Conchas articuladas – 21, 55, 79, 138, 164  
 Concreções – 25, 81, 141, 165, 173  
 Condensação faunística – 157  
 Conodonte – 180  
 Contra-molde – 83  
 Convexidade – 64, 66, 103, 134, 163, 164, 185  
 Coquinas – 22, 23, 38, 47, 93, 107, 127, 128, 132, 138, 139, 149, 157, 162, 164  
 Corais – 76, 88, 98  
 Coralito – 76  
 Corrente de turbidez – 54, 132, 168, 179  
 Corrosão – 21, 52, 75, 76, 83, 98, 146, 161  
 Crânios – 67  
 Cretáceo – 101, 108, 136, 147, 173, 181  
*Crevasse splay* – 136, 166  
 Crinóides – 88, 108, 144  
 Cunha (*Wedge*) – 105  
 Cutícula – 51  
 Dados tafonomicamente significativos – 91  
 Delta(s) – 51, 61, 168  
 Depósitos de obrução (= *Obrution*) – 40  
 Depósitos de sufocamento – 130  
 Depósitos sedimentares – 63, 123  
 Desarticulação – 32, 33, 43, 46, 51-53, 57-59, 61, 68, 87, 98, 134, 138, 139, 146, 151, 156, 161, 166, 175, 178, 181  
 Descrição de concentrações fossilíferas – 95  
 Devoniano – 80, 136, 170, 174  
 Diagênese – 24, 21, 37, 43, 51, 81, 82, 86, 108, 191  
 Discordâncias – 9, 111, 112  
 Dispersão areal – 77, 78  
 Dissolução – 20, 23, 25, 41, 68, 75, 81-83, 87, 134, 151, 177, 182, 183  
 Distribuição bimodal – 44, 98, 164  
 Distribuição estratigráfica dos fósseis – 113  
 Doença – 44, 46, 68  
 Efeito signor-lipps – 109  
 Empacotamento – 23, 91, 95, 96, 128, 146, 162  
 Enchentes – 44, 46, 79, 173  
 Incrustação – 76, 81, 157, 164, 165  
 Ensino – 39, 40  
 Enunciado universal – 27  
 Enunciados – 27  
 Eoceno – 59  
 Eodiagênese – 81  
 Epifauna – 53, 64, 77, 155, 165, 174, 180  
 Equinodermados – 57  
 Equinodermas – 57, 88, 89, 108, 170  
 Equinóides – 57, 77, 88, 108  
 Equivalência hidráulica – 62  
 Escléritos – 183, 184  
 Esporopolenina – 51  
 Esporos – 22, 75, 78, 123-125  
 Esqueletos completos – 69, 161  
 Estiagens – 48  
 Estratégia exposta – 157  
 Estratégia protegida – 157  
 Estratificações cruzadas festonadas – 64  
 Estratificações cruzadas tabulares – 64  
 Estratificações wavy – 64  
 Estratigrafia de seqüências – 9, 21, 22, 110-114, 117, 120, 121, 123, 125, 190  
 Estrutura interna complexa – 107  
 Estrutura interna simples – 105  
 Estruturas sedimentares sindeposicionais – 63  
 Estuários – 122, 168, 173  
 Eustasia – 111, 112  
 Evento de soterramento – 44, 139  
 Eventos de fundo – 146  
 Eventos episódicos – 40, 146  
 Experimento(s) – 23, 25, 28, 32, 75, 175, 176-185, 187  
 Extinção – 109, 110, 115, 117, 119  
 Exumação – 64, 157, 164  
 Fácies – 21, 29, 38, 46-48, 54, 67, 78, 108, 112, 113, 117, 121-123, 125, 134, 136, 138, 139, 141, 145, 187, 189, 190  
 Fácies sedimentar – 21, 46, 67, 141, 145  
 Fácies tafonômicas – 21, 134, 138, 190  
 Falanges – 67  
 Fanerozóico – 22, 23, 95, 179  
 Fauna bentônica – 47  
 Fauna de ediacara – 25, 145  
 Fauna nectônica – 48  
 Fauna planctônica – 48  
 Feições estratigráficas – 104  
 Feições paleoecológicas – 107  
 Feições sedimentológicas – 95  
 Fêmures – 58, 67, 99  
 Fluvial(is) meandrante(s) – 108, 136, 166  
 Fluxo(s) unidirecional(is) – 63, 64, 67, 101, 102, 183  
 Fluxos de massas – 161  
 Fluxos oscilatórios – 63, 64, 97-99, 101, 102  
 Folhas – 60, 71, 75, 78, 144, 165, 180  
 Foraminíferos – 89, 148, 173, 183  
 Formação de moldes – 81  
 Fósseis na matriz – 91  
 Fossilização – 24, 34, 35, 43, 60, 81, 83, 87, 93, 177-180, 183, 187  
*Fossil-Lagerstätten* – 38, 51, 130, 132, 161, 162, 168-170, 173, 174, 190  
     por concentração – 161  
     por conservação – 161  
 Fragmentação – 21, 25, 52, 54, 59, 61, 68, 71, 72, 73, 75, 134, 138, 146, 157, 161, 162, 164, 165, 175, 181  
 Fratura(s) – 68, 75  
 Gastrópodes – 76, 88, 89, 98, 101, 107, 108, 165

- Generatio Spontanea* – 28, 29  
*Geognosia* – 30  
 Geometria – 104, 105, 113, 128  
*Glossopterae* – 29  
 Granodecrescência ascendente – 105  
 Grãos de pólen – 75, 78, 123  
 Grau de desarticulação – 52, 59, 68, 98, 134, 138, 139, 146  
 Grau de empacotamento – 23, 91, 95, 96, 128, 162  
 Grupos de transportabilidade – 67  
 Grupos de voorhies – 67, 68, 72, 121, 176, 185  
*Hallucigenia* – 170  
*Hardgroud* – 165  
*Heteropecten catharinae* – 83  
 Hiatos – 109, 113  
*Hummocky cross stratification* – 47, 64, 131  
 Hunsrück – 170  
 Infauna – 53, 64, 77, 79, 87, 130, 155, 156, 164, 174  
 Influência diagenética – 85  
 Interface água/sedimento – 52, 66, 75, 76, 93, 98, 139, 145, 146, 158, 164  
 Interligamento – 155  
*Interlock* – 155  
 Inundações – 46, 170  
 Jurássico – 23, 49, 173  
*Kupferschiefer* – 33  
 La brea – 48  
*Lags* transgressivos – 164  
 Laguna(s) – 49, 122, 149, 174  
*Leaf-fall* – 60, 71  
 Lençol (*sheet*) – 105  
 Lente (*Lens*) – 105  
 Lepidodendrales – 60  
 Lignina – 51  
 Limite de seqüências – 114, 117, 121, 125  
 Limite K/T – 147  
 Limulídeos – 49  
 Linha(s) de costa – 30, 121, 122, 123  
 Litofácies – 128, 130, 134, 136  
*Lusus naturae* – 27  
 Mandíbula(s) – 67, 185, 186  
 Marés – 51, 169, 170  
*Maximum flooding surface* – 22, 123  
 Mazon creek – 51, 169, 170  
 Mesossaurídeos – 48, 73, 139, 141  
 Mesozóico – 130, 148, 157, 162, 173  
 Metadiagênese – 81  
 Metassomatismo – 81  
 Microestrutura – 39, 82, 83, 148, 179, 183  
 Microvertebrados – 138  
 Mistura temporal de tafocenoses – 152, 169, 186  
 Modelo(s) – 21, 109-111, 113-118, 123-125, 134, 138, 139, 145, 155, 157, 175, 176, 183, 189-191  
 Molde – 23, 81, 83, 183, 184  
 Moldes externos – 83  
 Moldes internos – 83  
 Moldes internos compostos – 83  
 Molusco(s) – 29, 50, 55, 72, 77, 88, 108, 110, 128, 130, 132, 144, 147, 149, 150, 170, 176, 179, 180, 182-184  
 Mortalidade catastrófica – 139  
 Mortandade – 33, 44, 46-49, 96, 108, 138, 170, 173, 190  
 Morte catastrófica – 46, 48, 107  
 Morte não seletiva – 44, 46  
 Morte seletiva – 44, 45  
 Mumificação – 58, 81  
*Muschelkalk* – 132  
*Naiadopsis lamellosus* – 157  
 Necrófagos – 23, 29, 51, 58, 59, 67, 77, 87, 136  
 Necrólise – 24, 25, 33, 37, 41, 43, 50-52, 55, 69, 166, 175, 179-181, 183, 184  
 Necrólise aeróbica – 51  
 Necrólise anaeróbica – 51  
 Neocatastrofismo – 79  
 Neógeno – 23, 29  
*Obrution* – 40, 79, 156  
*Obrution deposits* – 130, 132, 170  
 Observação(ões) atualista(s) – 19, 28, 69, 191  
 Onda(s) – 22, 30, 47, 51, 54, 66, 72, 73, 97-99, 101, 121, 122, 132, 139, 146, 168  
 Ondas de tempestades – 128, 131, 134, 155, 163, 164  
 Opala – 82  
 Ordoviciano – 54, 118, 180  
 Organismos bentônicos vágeis – 49  
 Oritocenoses – 34  
 Orientação – 34, 91, 101, 102, 134, 162  
 Orientação de fósseis – 184  
 Orientação em planta – 98  
 Orientação espacial – 92, 99  
 Orientação unimodal – 98  
 Ossículos – 57  
 Ossos longos – 67, 85, 92, 98, 99, 120, 185  
 Paleoantropologia – 24  
 Paleobiologia – 24, 25, 40, 189, 191  
 Paleocorrentes – 30, 37, 98, 99, 184  
 Paleoherpetofauna – 71, 83, 174  
 Paleontologia atualista – 35  
 Paleopalinologia – 122  
 Paleozóico(s) – 21, 39, 53, 119, 130, 152, 153, 157, 162, 170, 190  
 Palinomorfos – 22, 78, 122-125  
 Palinomorfos terrígenos – 123  
*Pandalus danae* – 179  
 Pânico – 32, 48, 108  
 Paradigma – 79, 110, 111, 150  
 Parasseqüências – 22, 112-114, 116, 117, 190  
 Pavimento barbante – 105  
*Pecten* – 62  
 Perda de informação paleontológica – 19, 93, 191  
 Período pós-morte/pré-soterramento – 57  
 Permiano – 33, 48, 73, 110, 124, 128, 138, 139, 150, 168, 174  
*Pinzonella neotropica* – 157  
 Pisoteio – 58, 59, 87  
 Planície de inundação – 46, 52, 79, 108, 136, 150, 151, 166, 167  
 Plano de acamamento – 64, 66, 98, 102, 103, 105, 153, 164  
 Plantas vasculares – 60, 71  
 Plataforma – 47, 51, 53, 54, 79, 123, 131, 149, 168  
 Plataforma marinha – 47, 78  
 Plateossauros – 170  
*Pod* – 105  
 Posição de vida – 28, 66, 79, 97, 98, 105, 107, 132, 165, 174  
 Predação – 23, 44, 46, 68, 87, 154  
 Predadores – 46, 48, 77, 87, 155  
 Pré-fossilizados – 72, 73, 132, 166  
 Preservação com alteração dos restos esqueléticos – 81  
 Preservação sem alteração dos restos esqueléticos – 81  
 Preservação total – 81  
 Processos de fundo – 138, 139  
 Processo(s) episódico(s) – 132, 138, 147  
 Processos necrobióticos – 34  
 Profundidade(s) – 81, 114, 149, 154, 156, 169, 179, 181  
 Profundidade preferida – 116, 117

Protoplasma – 51  
 Pseudomorfo(s) – 81, 83  
 Quaternário – 23  
 Queda de folhas – 60  
 Quedas de temperatura – 48  
 Quitina – 161  
 Raízes – 60  
 Rastros – 49  
 Recristalização – 81  
 Regime hidráulico – 21, 189  
 Registro desordenado  
 estratigraficamente – 143  
 Registro fossilífero – 21, 28, 32, 49, 69,  
 109, 110, 130, 131, 185, 186  
 Registro incompleto – 143  
 Reorientação – 52, 97, 98, 156, 164  
 Resolução temporal – 39-41, 87, 138,  
 143, 144, 148, 152, 153, 189, 190  
 Retrabalramento – 20, 53, 55, 60, 73,  
 75, 76, 87, 121, 132, 136, 139, 141,  
 144, 147, 153, 157, 163, 164, 166,  
 168, 184, 187  
 Retroalimentação tafonômica – 40, 93,  
 143, 154, 156, 157, 190  
 Rincossauros – 71  
 Rompimentos de diques – 46, 79, 130,  
 166  
 Secas - 44  
 Sedimentação episódica - 79  
 Sedimento sapropélico – 161, 168  
 Seleção – 20, 54, 68, 87, 96, 97, 108,  
 146, 161-164, 175, 178, 185  
 Sementes – 75, 78, 165  
 Sequência(s) – 9, 21, 22, 29, 30, 51, 52,  
 53, 57, 58, 78, 110-114, 117, 120,  
 121, 123, 25, 136, 157, 181, 189, 190  
*Shell beds* – 38, 95  
 Siluriano – 23  
 Sismítos – 134  
 Sistema fluvial – 32, 46, 79, 108, 136,  
 165, 166, 167, 170, 187

Sistema fluvial anastomosado – 166  
 Sistema fluvial entrelaçado – 141, 166,  
 167  
 Sistema fluvial meandrante – 136  
 Sistemas marinhos – 47, 191  
 Soerguimento tectônico – 19  
 Solnhofen – 49, 51, 169, 173  
 Soterramento final – 43, 52, 79, 138,  
 144, 147, 163, 165  
 Soterramento rápido – 49, 53, 60, 87,  
 136, 156  
 Soterramento retardado – 156, 157  
*Styracosaurus* – 136, 138  
 Substituição – 23, 81-83  
 Sucessões ecológicas – 76  
 Superfícies de condensação – 109  
 Superfícies de inundação – 22, 114,  
 116, 119, 120, 123, 125  
 Superfícies de máxima inundação – 22  
 Tafocenose – 19, 21, 23, 34, 40, 45, 46,  
 48, 52-54, 58, 60, 63, 64, 67, 72, 87,  
 98, 104, 107, 120, 121, 130, 138,  
 144, 145, 148, 151, 152, 154, 167,  
 169, 170, 173, 174, 178, 179, 183,  
 185, 186, 190  
 Tafocenoses monoespecíficas – 48  
 Tafocenoses super-representadas – 110  
 Tafofácies – 21, 40, 88, 134, 136, 138,  
 139, 141, 189  
 Tafonomia comparada – 21, 40  
 Tafonomia experimental – 23, 41, 175,  
 178, 180, 183-187  
 Talude – 51, 77, 132, 169  
 Tanatocenose – 33, 34, 37, 44, 51, 68  
*Taphonomic feedback* – 154  
 Tarsais – 67  
 Taxas de sedimentação – 21, 22, 79, 96,  
 98, 136, 149, 152, 156, 157, 168,  
 177  
 Tecidos moles – 25, 50, 52, 57, 81, 177,  
 180, 183

Tectônica – 88, 111, 112, 170  
 Telodiagênese – 81  
 Tempestades – 47, 48, 64, 73, 77, 79,  
 98, 128, 130-132, 134, 138, 139,  
 141, 155, 163, 164, 168, 173  
 Tempestitos – 47, 48, 105, 110, 128,  
 131, 132, 136, 139, 141, 150  
 Tendenciamento – 19, 20, 32-34, 37, 38,  
 58, 87, 109, 179, 183, 185, 187  
 Tentaculites – 98  
 Terciário – 23, 147  
*Time-averaging* – 23, 38, 39, 43, 81,  
 143, 144, 152, 186, 190  
 Titanotérios – 48  
*Tramplng* – 58, 68  
 Transporte – 24, 20, 25, 31, 33, 38, 41,  
 43, 46, 52-55, 58-61, 64, 67-69, 71-  
 73, 75, 77-79, 87, 92, 93, 97, 98, 102,  
 121, 131, 153, 155, 157, 164, 175,  
 176, 183-187  
 Transporte aéreo – 123  
 Transporte por meio aquoso – 186  
 Transporte seletivo – 23, 25, 64, 67  
 Tratos de mar alto – 117, 118, 123  
 Tratos de mar baixo – 117, 123  
 Tratos transgressivos – 117-120, 123  
 Triásico – 85, 132, 169  
 Trilobitas – 40, 53, 54, 88, 136, 183,  
 184, 190  
 Troncos – 23, 60, 71, 120, 165, 168  
 Trossingen – 170  
 Turfeiras – 161  
 Umbo – 72, 75  
 Úmeros – 99  
 Ungulados – 23, 32, 48, 57, 151, 174,  
 185  
 Uniformitarianismo – 39, 178  
 Valvas – 30, 51, 53, 55, 66, 86, 132,  
 134, 179, 184  
 Válvas em borboleta – 55  
 Vendiano – 25, 145

Vertebrados – 24, 25, 29, 30, 32-34, 38,  
 39, 51, 53, 57, 58, 62, 67, 72, 83, 89,  
 107, 108, 120, 138, 148, 150-152,  
 165, 166, 168, 176, 180, 184-187,  
 190  
*Vis plastica* – 28  
*Wiwaxia* – 170